МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ ИМЕНИ И. Н. УЛЬЯНОВА

Вопросы биологии семенного размножения

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ТОМ XX
ВЫПУСК 6

ПРИВОЛЖСКОЕ КНИЖНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
САРАТОВ 1965

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР
УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ И. Н. УЛЬЯНОВА

ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

ТОМ XX

ВЫПУСК 6

ПРИВОЛЖСКОЕ КНИЖНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
САРАТОВ 1965

631 М
В 74

Редакционная коллегия:

Кандидат биол. наук Ю. З. Кулагин, доктор биол. наук Р. Е. Левина (ответственный редактор), доктор биол. наук Т. А. Работнов, В. В. Старикова (секретарь), кандидат биол. наук С. С. Хохлов.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск «Ученых записок» посвящен материалам первой межвузовской Поволжской конференции по биологии семенного размножения, организованной Ульяновским педагогическим институтом в ноябре 1963 года.

Работы, помещенные в выпуске, различны по своей тематике и объектам исследования, тем не менее они естественно группируются по трем основным разделам:

1. Биология цветения и плодоношения.
2. Физиология семян и разноплодие.
3. Семенное размножение и возобновление.

Наряду со статьями, в которых обсуждаются программные и другие теоретические вопросы, имеются работы чисто экспериментального характера, а также работы, основанные на материалах полевых исследований.

Большинство статей выпуска посвящено исследованию хозяйственно важных культур, таких, как пшеница, кормовые бобовые, плодовые, рассматриваются сорные растения или луговые и лесные группировки. Поэтому мы надеемся, что публикуемые материалы представят интерес не только для ботаников, но и специалистов сельского и лесного хозяйства.

Редакционная коллегия.

Р. Е. ЛЕВИНА

БИОЛОГИЯ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ КАК НАУЧНАЯ ПРОБЛЕМА

(Ульяновский педагогический институт им. И. Н. Ульянова)

Специфика семенного размножения

В отличие от всех других групп растительного мира, у семенных растений споры утратили функцию расселения. Вследствие этой особенности весь жизненный цикл семенных растений приобретает специфические черты, биологически взаимно связанные:

а) мегаспора и развивающийся из нее женский гаметофит не теряют связи с материнским спорофитом;

б) в большей степени, чем у споровых, проявляется редукция женского гаметофита, в особенности у покрытосеменных;

в) спорогенез, гаметогенез и эмбриогенез слиты в единый процесс, который начинается и заканчивается на материнском растении;

г) формируется семя — особый тип зачатка, заключающий в себе покоящийся зародыш с запасом питательных веществ, окруженный плотным защитным покровом.

Своеобразны черты и мужского гаметофита семенных растений: развитие его начинается в микроспорангии, а заканчивается в непосредственной близости от женского гаметофита. Благодаря этому достигается слияние гамет

без участия воды, что дает важные биологические преимущества (Левина, 1961, 51).

В жизненном цикле семенных растений получили более полное выражение те тенденции развития, которые проявляются у разноспоровых бессемянных. Однако специфические черты семенного размножения дают основание рассматривать его как особый тип размножения растений, возникший на основе слияния спорогенеза с половым процессом и эмбриогенезом (подробнее см. Левина, 1961).

Появление семян, несомненно, оказалось важнейшим этапом в эволюции высших растений, обусловившим их дальнейшее прогрессивное развитие. Вместе с тем совершенствовались и формы семенного размножения. Связанные с ним морфологические структуры и физиологические процессы достигают исключительного разнообразия и сложности у покрытосеменных растений, которым свойственны:

особый орган размножения — цветок, с очень совершенными механизмами перекрестного опыления;

образование плодов, обеспечивающих защиту семян и эффективную диссеминацию;

морфологическое разнообразие типов семян и дифференцированная физиология их прорастания;

явления гетерокарпии и гетероспермии;

широкое распространение и разнообразие форм апомиксиса;

формирование весьма сложных и плотно заселенных фитоценозов, в которых семенное возобновление видов определяется многими факторами, в частности, биоценотическими связями.

Все эти особенности цветковых растений определяют разносторонность проблемы их семенного размножения, представляющей исключительный научный и экономический интерес. Не удивительно, что этим вопросам посвящена обширная литература. И все же ни одну из сторон (этапов) биологии семенного размножения нельзя считать достаточно полно раскрытой. В настоящей статье делается попытка наметить очень коротко те вопросы в этой области, которые представляются наименее разработанными, а также показать место нашей проблемы среди других проблем науки и практики.

Биология цветения

Со времен Кельрейтера и Шпренгеля, в особенности после классических работ Дарвина, очень многих исследователей привлекала проблема изучения приспособлений и характера перекрестного опыления у отдельных видов покрытосеменных. Таких наблюдений накопилось достаточно много, и в зарубежной литературе имеются весьма капитальные сводки по биологии цветка. Однако и в этой области имеется немало белых пятен.

Далеко не полно изучены: распределение различных форм цветка в пределах вида (в частности, гинодиэция); распространенность мужской стерильности; способность к самоопылению у перекрестноопыляющихся видов.

Мало работ, посвященных ритму цветения (отдельного цветка, особи, популяции) и зависимости его от погодных, биоценотических и других факторов среды.

Представляется очень перспективным в теоретическом и практическом отношениях сравнительное изучение морфологии цветка и биологии цветения в пределах вида (различные подвиды, разновидности, сорта), популяции и отдельной особи, а также внутри одного и того же мелкого таксона, но в различных, наиболее удаленных участках его ареала.

Биология плодоношения

В области биологии плодоношения лучше других сторон изучена семенная продуктивность отдельных видов. Но далеко не всегда исследователи уделяют должное внимание соотношению потенциальной и реальной продуктивности, зависимости ее от возраста особей, биоценотических и других факторов.

Очень мало данных о корреляции продукции семян с вегетативной массой у отдельных особей. Наконец, совсем не изучен вопрос о влиянии способа опыления (авто- или ксеногамия) и способа формирования семян (амфи- или апомиксис) на их продукцию.

Почти полностью отсутствуют работы, по крайней мере для дикорастущих видов, о ритме плодоношения, количественным выражением которого является интенсивность созревания плодов. И это не случайно. Методика таких исследований не разработана и, как показал наш

небольшой опыт, не только чрезвычайно трудоемка, но и очень специфична для разных видов (Левина, 1963). Тем не менее, изучение ритма плодоношения — задача большой и научной и практической важности. Так, например, подлежит выяснению вопрос о наследственной устойчивости ритма плодоношения при изменяющихся погодных и других условиях среды. Возможно, что разные виды характеризуются различной степенью устойчивости ритма развития. В особенности это может выявиться при сравнении дикорастущих и культурных растений. Насколько можно судить по предварительной обработке данных наших наблюдений в Стрелецкой степи, ритм созревания плодов у изученных видов бобовых (клевер горный, клевер альпийский, эспарцет песчаный) довольно постоянен в очень разные по погодным условиям годы, хотя календарные сроки отдельных фаз развития значительно меняются по годам. Наблюдения А. И. Мартьяновой (см. в этом сборнике) над биологией плодоношения кормовых бобов показывают обратное: в разные годы интенсивность созревания плодов неодинакова.

С другой стороны, выявляется и общая закономерность, наблюдавшаяся А. И. Мартьяновой у кормовых бобов и нами у клеверов: в пределах одной особи в цветках верхних ярусов соцветия, зацветающих позже, созревание плодов идет быстрее. Эта закономерность проявляется и на самых ранних фазах развития генеративных органов (Устинова, 1960).

Диссеминация

Семенное размножение растений, как известно, обеспечивает и их расселение. Поэтому распространение зачатков (диссеминация) является очень существенной стороной жизни вида.

Разграничение биологии плодоношения и диссеминации весьма условно. Опадение зачатков с материнского растения является завершающим этапом плодоношения и, вместе с тем, началом диссеминации.

Интенсивность осыпания зачатков неодинакова у разных видов растений — от нескольких дней до нескольких месяцев. Обусловливаются ли эти различия биологическими свойствами вида или полностью зависят

от условий среды — неизвестно. В связи с запросами лесного хозяйства более или менее изучены сроки созревания и опадения плодов и семян у древесных пород и кустарников (Долгошев, 1952). Для травянистых растений, за редким исключением, таких сведений нет.

Всестороннее изучение процесса диссеминации необходимо для решения многих вопросов фитогеографии (темпы роста ареалов, возникновение дизъюнкций), биоценологии (взаимосвязи растительных и животных компонентов биоценоза), общей филогении (пути приспособительной эволюции растений) и, наконец, для хозяйственной практики (распространение сорных растений; естественное лесовозобновление; зарастание эродированных склонов и др.). Вместе с тем в последнее время исследования по диссеминации у нас почти совсем не проводятся, что имеет свои глубокие причины (Левина, 1956).

Первоочередная задача в этой области — разработка методов количественного учета дальности и массовости разноса зачатков различными агентами. Предложенная нами методика изучения диссеминации (Левина, 1960) является лишь первой и весьма несовершенной попыткой такого рода. Для создания полноценной методики изучения такого сложного процесса, как расселение растений, необходимо накопление большого коллективного опыта по опробованию и совершенствованию в процессе работы различных приемов исследования.

Физиология семян

В противоположность процессу диссеминации, физиология семян изучается весьма энергично. Причина такого положения кроется не только в том, что вопросы сохранения жизнеспособности семян, их покоя, особенностей прорастания представляют очень большой научный и практический интерес, но еще и в том, что решение этих вопросов доступно путем лабораторного или лабораторно-полевого эксперимента.

Центральным в физиологии семян является вопрос об их покое, которому посвящена огромная литература. Большое внимание уделяется изучению биохимической природы покоя семян (Благовещенский, 1953; Николаева, 1962; Далецкая, 1964; Николаева с соавторами в на-

стоящем сборнике и многие другие). Весьма перспективным для решения ряда теоретических вопросов представляется изучение покоя семян в связи с систематическим положением и географизмом отдельных видов (Варасова, 1956; Николаева, 1956 и 1958; Сапанкевич, 1961).

Покой семян свойствен, по-видимому, значительному большинству видов покрытосеменных. Он формировался на протяжении длительного периода эволюции растений под влиянием различных факторов среды. Естественно поэтому, что явление покоя очень разнородно по своей природе и формам проявления и оно далеко еще не полно изучено. Однако уже имеющиеся в литературе данные о покое семян настоятельно требуют широких обобщений в различных аспектах. В частности, необходимо упорядочить терминологию, создать хотя бы предварительную классификацию типов покоя семян, наметить основные направления и «белые пятна» для дальнейших исследований.

Классификация покоя семян, предложенная Сапанкевичем (1959), на мой взгляд, мало удачна, так как она совершенно не раскрывает содержания представленных в ней типов покоя, тем более, что обозначения, принятые автором, звучат, как тавтология (первичный и вторичный покой, исходный и производный).

Гетерокарпия

С покоем семян тесно связано явление гетерокарпии (разноплодия), которое также является очень существенным фактором сохранения и расселения вида. Но разноплодие характеризуется более высокой степенью морфо-физиологической дифференциации зачатков, чем явление покоя семян.

Под гетерокарпией в узком смысле слова понимают образование морфологически неоднородных плодов на одной особи. При этом плоды могут отличаться по форме или размерам, по наличию или отсутствию тех или иных придатков, по анатомическому строению околоплодника (Calendula officinalis, Centaurea heterocarpa, Senecio Jacobaea, Avena fatua, Aethionema heterocarpa и ряд др.) В иных случаях сильно различаются мерикарпии дробных плодов (Torilis) или членики членистых (Hedysarum Cmelini, Rapistrum perenne). Нередко наблюдает-

ся неоднородность семян в пределах одной особи (гетероспермия), а иногда даже — одного плода (Spergularia marginata).

Морфологическая неоднородность плодов или их частей, как правило, приводит к тому, что зачатки одной и той же особи распространяются различными способами и на разные расстояния.

Морфологическая неоднородность зачатков всегда сопровождается и физиологическими различиями, то есть неодинаковой продолжительностью покоя семян. При этом отмечается крайне интересная закономерность: зачатки, приспособленные к дальнему заносу (например, семянки с хохолками), прорастают без периода покоя, а зачатки, опадающие близ материнского растения, обладают длительным покоем (Котт, 1950; Любич, 1950). В ряде случаев семена одной особи, различаясь по продолжительности покоя, не имеют внешне-морфологических отличий. Широко известный пример такого рода — так называемые «твердые» семена бобовых.

Явление гетерокарпии изучено совершенно недостаточно, хотя научный и практический интерес его бесспорен. Несколько лучше, чем у других групп растений, изучена гетерокарпия сорных видов. В последнее время все чаще поднимаются вопросы разнокачественности «семян» у культурных растений (Вареник, 1955; Строна, 1962; Паршакова в настоящем сборнике).

По-видимому, гетерокарпия относится к числу самых распространенных биологических особенностей покрытосеменных растений, но проявляется она в очень разных формах. Как справедливо отмечает Т. А. Работнов (1958), гетерокарпия и, в особенности, гетероспермия могут наблюдаться в пределах популяции и вида; очевидно, имеет место неоднородность семян, связанная с возрастом особей, различиями погодных условий и географической среды. Проявление географической гетероспермии в пределах вида отмечается, например, в названных выше работах Варасовой, Николаевой, Сапанкевича.

Можно наметить следующие аспекты изучения гетерокарпии в широком понимании:

закономерности проявления ее в пределах особи (зависимость от положения цветка в соцветии, от биологии опыления и т. п.);

степень и формы проявления неоднородности зачатков при половом и бесполом способах формирования семян;

наследственная устойчивость морфологических и физиологических различий плодов и семян при изменяющихся условиях произрастания;

закономерности проявления возрастной, популяционной и географической гетерокарпии в пределах вида;

приуроченность ее к различным экологическим типам растений и фитоценозам;

распространенность и формы проявления гетерокарпии в отдельных таксонах (семействах, родах) различного филогенетического уровня и ее эволюционная оценка;

специфичность разнокачественности «семян» у культурных растений и ее значение для селекции и семеноводства.

Апомиксис

Особое место в биологии семенного размножения занимает явление апомиксиса. С одной стороны, проблема апомиксиса является общебиологической проблемой, так как утрата полового процесса в онтогенезе наблюдается у самых различных групп растений, включая водоросли, и у некоторых животных. С другой стороны, апомиксис не представляет собою необходимого этапа семенного размножения, поскольку он встречается далеко не у всех семенных растений. Однако в настоящее время апомиксис уже не рассматривается как случайное уклонение от нормы. В работах зарубежных авторов, а в отечественной литературе в работах С. С. Хохлова (1946, 1950, 1959) показано, что у покрытосеменных растений апомиксис распространен очень широко, в том числе и в таких прогрессивных семействах, как сложноцветные и злаки. Формы апомиксиса у покрытосеменных также очень различны (Хохлов, 1958).

Таким образом, вполне правомерно выделение особого типа размножения растений — бесполосеменного (термин С. С. Хохлова).

Весьма сложным и спорным является вопрос об эволюционной оценке бесполосемянности. Для решения его необходимо накопление фактических данных о распространенности в природе форм бесполосеменного размно-

жения, о способах и возможностях расселения апомиктичных видов во времени и пространстве, об условиях, благоприятствующих проявлению (или возникновению) апомиксиса. Значение и методы этих исследований освещены в статье С. С. Хохлова (в настоящем сборнике).

Семенное возобновление

Последним, но в то же время основным этапом семенного размножения является семенное возобновление вида в ценозе. Биологический смысл всех разнообразных и сложных приспособлений цветков, плодов и семян заключается именно в том, что они обеспечивают возобновление вида. Но успешность этого процесса определяется не только биологическими особенностями вида, даже такими тонкими, как покой семян или гетерокарпия; нередко решающую роль играют биоценотические факторы во всех сложных их взаимосвязях. А с другой стороны, — семенное размножение само является существенным фитоценотическим фактором, определяющим структуру и устойчивость растительных группировок (Работнов, 1948, 1950, 1960, и в настоящем сборнике).

Познание процесса семенного возобновления вида в ценозе складывается из изучения всех уже названных этапов размножения (биология цветения и плодоношения, физиология семян), но включает также и свои специфические аспекты исследования:

запасы жизнеспособных семян в почве;

учет семенного подроста и степени его выживаемости;

соотношение семенного и вегетативного размножения у отдельных видов;

возрастной состав популяции и другие вопросы (см. Работнов, 1960 а, 1960 б).

Теоретическое и практическое значение проблемы биологии семенного размножения, ее целостность

Даже представленный здесь беглый обзор тех вопросов, которые включаются в проблему биологии семенного размножения, показывает, что она связана со многими очень широкими проблемами биологии и задачами хозяйственной практики. Так, с разработкой вопросов филогении растений связана эволюционная оценка бес-

полосемянности, различных типов покоя семян и гетерокарпии.

Такие основные вопросы фитогеографии и биоценологии, как формирование ареалов, структура и устойчивость фитоценозов, направление сукцессий, могут решаться лишь на основе детального изучения диссеминации и семенного возобновления соответствующих видов.

Необходимо еще добавить, что изучение различных сторон семенного размножения тесно связано с разработкой проблемы вида. Бесспорность этого положения вытекает из того, что размножение и расселение являются основными функциями видовой жизни.

Среди общих признаков (или черт) вида К. М. Завадский (1961) называет уровень численности, способность к воспроизведению, целостность. Эти существенные общие черты вида определяются характером размножения.

Уровень численности является функцией многих факторов, но важнейший из них — присущая виду плодовитость (для семенных растений — семенная продуктивность). Один из механизмов, регулирующих уровень численности вида, — это растянутость периода покоя семян.

Целостность вида проявляется в наличии «видовых адаптаций», целесообразных для вида как целого, и в особом строе внутривидовых отношений (Завадский, 1961, 102). К числу видовых адаптаций относятся все морфолого-биологические приспособления цветка, длительная жизнеспособность семян, гетерокарпия, многообразные признаки плодов и семян, связанные с диссеминацией. Уровень семенной продуктивности, перекрестное опыление, жизнеспособность семян — все эти черты биологии семенного размножения в значительной степени обусловливают и характер внутривидовых отношений.

Интереснейшей и совершенно не разработанной общебиологической проблемой является специфика апомиктичных видов покрытосеменных в сравнении с их клональными и сексуальными видами, с одной стороны, и с агамными и апогамными видами водорослей и высших споровых, — с другой.

Хозяйственное значение проблемы семенного размножения очевидно, так как повышение урожайности важнейших сельскохозяйственных культур — это повышение

их семенной продуктивности. Задачи пчеловодства, селекции и семеноводства требуют знания биологии цветения очень многих дикорастущих и культурных видов растений. Для решения некоторых вопросов селекции и семеноводства большое значение имеет исследование апомиксиса у культурных растений и овладение методами его искусственного стимулирования (Хохлов, 1958 а).

При создании ранне- или позднеспелых сортов и в интродукционной практике немалую услугу окажет знание закономерностей ритма плодоношения различных видов, в том числе и культурных.

Изучение физиологии прорастания семян, их покоя, разнокачественности крайне важно для прогноза вспышек засоренности посевов, правильной постановки контрольно-семенного дела, получения выравненных всходов.

Раскрытие закономерностей естественного семенного возобновления имеет первостепенное значение для лесоводственной практики, для рационального использования сенокосов и пастбищ. Таков далеко не полный круг практических вопросов, решение которых зависит от изучения биологии семенного размножения.

Мы рассмотрели в общих чертах последовательные этапы семенного размножения цветковых растений. В научной практике каждый из этих этапов (или сторон) обычно является предметом самостоятельных исследований, но анализ вопроса приводит к заключению, что более плодотворно биология семенного размножения может разрабатываться как единая научная проблема. Ведь, по существу, семенная продуктивность растений определяется особенностями биологии цветения; семенное возобновление в ценозе является функцией семенной продуктивности вида, жизнеспособности семян и длительности их покоя, способов и характера диссеминации (занос зачатков извне). Процесс диссеминации, в свою очередь, тесно связан с ритмом созревания плодов, гетерокарпией, физиологией прорастания семян. Наконец, всестороннее изучение бесполосемянности предполагает исследование всех сторон и этапов размножения апомиктичных видов, начиная морфологией цветка и кончая эффективностью семенного возобновления (см. статью С. С. Хохлова в настоящем сборнике). Такое полное «монографическое» изучение биологии семенного раз-

множения следует распространить и на обычные сексуальные виды дикорастущей и культурной флоры.

Сущность проблемы семенного размножения такова, что она требует комплексной и коллективной разработки. Те стороны семенного размножения, которые характеризуются числовыми критериями, подчиняются статистическим закономерностям. Они весьма изменчивы под влиянием погодных, биоценотических и иных физико-географических факторов. Поэтому необходима разработка единых методов исследования, которые давали бы надежные, вполне сравнимые количественные показатели, характеризующие процессы размножения. Без таких общих методик большой фактический материал, собранный разными авторами в разные годы и в различных географических областях, оказывается совершенно несравнимым и поэтому почти бесполезным.

Разносторонность, сложность и трудоемкость исследований по биологии семенного размножения, многочисленность авторов, которые занимались и продолжают заниматься ею, говорят о целесообразности периодического созыва специальных симпозиумов, посвященных этой проблеме, для обсуждения программных, методических и теоретических вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В. Биохимия трудного прорастания семян. Тр. Гл. Бот. сада, т. 3. М., Изд. АН СССР, 1953.

Варасова Н. Н. Особенности семян ясеня обыкновенного различного географического происхождения. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, сер. IV (эксперимент. бот.), вып. 11, 1956.

Вареник И. П. Явление разнокачественности семян и плодов на растении. Тр. Кубанского с.-х. ин-та, вып. 2, 1955.

Далецкая Т. В. Изучение роли бета-индолилуксусной кислоты в покое семян. Автореф. дисс. Ленинград, Изд. АН СССР, 1964.

Долгошев В. И. Созревание и опадение плодов и семян древесных пород и кустарников. «Лесное хозяйство», 1952, № 12.

Завадский К. М. Учение о виде. Изд. Ленинград. ун-та, 1961.

Котт С. А. Период покоя у семян сорных растений, переносимых ветром. Бюлл. МОИП, сер. биол., т. 55, вып. 6, 1950.

Левина Р. Е. Современное состояние и пути развития карпобиологии. Ботанич. журн., т. 41, 1956, № 11.

Левина Р. Е. К методике изучения распространения плодов и семян. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. М.-Л., Изд. АН СССР, 1960.

Левина Р. Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М., Учпедгиз, 1961.

Левина Р. Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. Ботанич. журн., т. 48, 1963, № 10.

Любич Ф. П. Гетерокарпия некоторых растений, ее биологическое и практическое значение. Сб. материалов по флоре и растит. Юго-Востока. Саратов, 1950.

Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением. Ботанич. журн., т. 41, 1956, № 3.

Николаева М. Г. Биология прорастания семян ясеня в связи с систематическим положением и распространением его видов. Ботанич. журн., т .43, 1958, № 5.

Николаева М. Г. Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. Ботанич. журн., т. 47, 1962, № 12.

Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почвах луговых ценозов. Успехи совр. биол., т. 26, вып. 1 (4), 1948.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III, вып. 6, 1950.

Работнов Т. А. О книге Р. Е. Левиной «Способы распространения плодов и семян». Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 63, вып. 3, 1958.

Работнов Т. А. Некоторые даннные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 65, вып. 3, 1960.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. В кн. «Полевая геоботаника», т. II, 1960 а.

Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. В кн. «Полевая геоботаника», т. II, 1960 б.

Сапанкевич П. В. Покой семян и положение вида в филогенетической системе цветковых растений. Реферативно-тезисный сб., Брянский лесохозяйственный ин-т, вып. 3, 1959.

Сапанкевич П. В. Покой семян некоторых древесных и кустарниковых растений. Автореф. докт. дисс. Красноярск, 1961.

Строна И. Г. К вопросу о разнокачественности семян и методах ее оценки. В кн. «Вопросы растениеводства», Тр. Украинск. науч.-исслед. ин-та растениеводства, селекции и генетики, т. 7. Харьков, 1962.

Устинова Е. И. Цитоэмбриологическое исследование зародышевого мешка и процесса оплодотворения у кукурузы. Журн. общей биологии, т. 21, вып. 4, 1960.

Хохлов С. С. Бесполосеменные растения. Уч. зап. Саратовского ун-та, т. 16, вып. 1 (биологический), 1946.

Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений. Уч. зап. Саратовского пед. ин-та, вып. 11, 1950.

Хохлов С. С. Классификация апомиксиса у покрытосеменных. Докл. АН СССР, т. 119, 1958, № 4.

Хохлов С. С. О теоретических основах использования явления бесполосемянности в селекции и семеноводстве. Науч. докл. высш. школы. Биологич. науки, 1958 а, № 3.

Хохлов С. С. О количестве видов растений, размножающихся бесполосеменным путем. Уч. зап. Саратовского ун-та, т. 64, вып. биолого-почвенный, 1959.

С. С. ХОХЛОВ

ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЛОГИИ БЕСПОЛОСЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

(Саратовский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского)

Семенное размножение является наиболее совершенной формой размножения растений, обеспечившей широкое расселение и господство на суше типов семенных растений. Семена и плоды растений составляют основу питания многих животных и человека. Этим определяется большое теоретическое и практическое значение исследований по биологии семенного размножения. Однако наши знания по этому вопросу крайне скудны, а сведения о способах и эффективности размножения отдельных видов часто отрывочны и мало достоверны (Fryxell, 1957). При этом недостаточно учитывается то, что семенное размножение имеет различные формы, качественно неравноценные вследствие существенных различий в генетических процессах, происходящих при формировании зародыша и эндосперма семени. В этом отношении все формы семенного размножения можно разбить на следующие основные группы:

1. Семена развиваются в результате акта одинарного оплодотворения — оплодотворения яйцеклетки. Эндосперм гаплоидный образуется до оплодотворения. Этот способ семенного размножения свойствен только типу

голосеменных растений. Все нижеследующие способы семенного размножения встречаются только у представителей типа покрытосеменных растений.

2. Семена развиваются в результате акта двойного оплодотворения — оплодотворения яйцеклетки и вторичного ядра зародышевого мешка, из которого образуется триплоидный эндосперм. Здесь следует различать два способа развития семян: в результате перекрестного опыления и самоопыления.

3. Семена развиваются без оплодотворения яйцеклетки — путем апомиксиса, или бесполосеменного размножения. Здесь также следует различать, по крайней мере, два различных способа развития семян:

а) зародыш развивается из неоплодотворенных элементов, а эндосперм полиплоидный (5—6n) из оплодотворенного вторичного ядра зародышевого мешка (менторальный апомиксис, или «псевдогамия» по устаревшей терминологии).

б) зародыш и эндосперм развиваются без оплодотворения (автономный апомиксис).

Из перечисленных форм семенного размножения наименее изучена третья — биология бесполосеменного размножения. Причина такого положения, видимо, в том, что апомиксис долгое время считался случайным уклонением, ненормальностью или уродством, не представляющим большого интереса ни для науки, ни для практики. Однако накопление фактического материала о распространении этой формы размножения у покрытосеменных растений привело к необходимости пересмотреть такую точку зрения. По нашим данным, апомиксис в настоящее время установлен более чем в трехстах родах 82 семейств. Число видов, у которых зарегистрирован бесполосеменной способ размножения, составляет несколько тысяч. Ежегодно описываются все новые роды и виды с апомиктичным способом размножения. В отдельных семействах, например, таких, как злаки, составляющие основу растительного покрова земли, апомиксис распространен чрезвычайно широко. Проведенные нами подсчеты показывают, что примерно двадцать процентов от числа всех видов этого семейства, у которых известен способ размножения, полностью или частично апомиктичны.

Значительно распространен апомиксис и в других

важных семействах. Тысячи видов сложноцветных и розоцветных размножаются бесполосеменным путем. В семействе рутовых склонность к апомиксису свойственна почти всем видам, у которых исследован способ размножения. Большое число родов и видов с апомиксисом зарегистрировано в семействах орхидных, амариллисовых, лютиковых и других.

Широкое распространение апомиксиса у покрытосеменных, естественно, выдвинуло перед исследователями ряд серьезных проблем, имеющих общебиологическое значение. К числу таких проблем относится вопрос об исторических предпосылках и эволюционном значении бесполосеменного размножения, о генетических причинах и следствиях апомиксиса у покрытосеменных, об особенностях процесса оплодотворения при апомиксисе, о месте и роли апомиктичных форм растений в природе, об экспериментальном стимулировании и путях практического использования апомиксиса.

Решение многих из перечисленных проблем требует исследования особенностей биологии бесполосеменного размножения. В программу исследований должны входить следующие вопросы:

1. Морфологические особенности цветка.
2. Биология цветения и опыления.
3. Процесс созревания семян.
4. Плодовитость.
5. Гетерокарпия.
6. Способы распространения семян и плодов.
7. Период покоя и жизнеспособность семян.
8. Эффективность семенного возобновления.

Исследование должно проводиться по обычной методике изучения семенного размножения (Пономарев, 1960; Бейдеман, 1960; Работнов, 1960; Корчагин, 1960; Левина, 1960), но с учетом формы апомиксиса (менторальной или автономной, факультативной или облигатной). Необходимость проецировать все данные исследования на форму апомиксиса составляет специфику изучения биологии бесполосеменного размножения и связана с некоторыми трудностями, так как в настоящее время недостаточно разработаны методы выявления апомиктичных растений. Об этом свидетельствует отсутствие специальных работ по методическим вопросам. Ввиду этого представляется полезным дать обзор мето-

дов выявления апомиктичных растений. Все такие методы можно разбить на две группы: косвенные и прямые.

Косвенные методы основаны на учете некоторых особенностей эволюции апомиктичных видов, проявляющихся в их морфологии, внутривидовой и внутриродовой дифференциации. Из числа эволюционно-морфологических особенностей, которые характеризуют роды и виды с апомиксисом и могут служить руководящими признаками при выявлении апомиктичных форм растений, рассмотрим следующие.

Полиморфизм. Как давно замечено (Stebbins, 1941; Хохлов, 1946, 1950; Gustafsson, 1947), многие апомиктичные виды и роды чрезвычайно полиморфны. Такие апомиктичные роды, как ястребинка, одуванчик, малина, роза, боярышник, кизильник, лапчатка, манжетка, лютик, мятлик, кермек, являются наиболее полиморфными родами покрытосеменных. Они образуют огромные агамные комплексы, занимающие обширные пространства и включающие сотни, а иногда и десятки сотен видов как с апомиксисом, так и сексуальным размножением.

Другие роды, имеющие апомиктичные виды, хотя и не образуют столь больших агамных комплексов, но, как правило, содержат большое число видов, обычно в несколько раз превышающее число видов в близких родах, в которых апомиксис не обнаружен. Примером могут служить злаки: среднее число видов в родах, где апомиксис неизвестен, равно от 5 до 15, а в родах, имеющих апомиктичные виды, — 50—60, то есть в 4—10 раз больше. Поэтому более вероятно обнаружить апомиктичные формы в полиморфных родах, чем в родах с малым числом видов, хотя это и не является строго обязательным. Примером такого исключения является монотипный род Nardus, единственный вид которого N. stricta апомиктичен. Но этот вид является космополитом с обширным ареалом.

Полиплоидия. Очень часто апомиктичные виды являются полиплоидами, а в пределах родов, имеющих апомиктичные виды, обычно наблюдаются полиплоидные и анеуплоидные ряды. Наличие таких рядов может служить указанием на то, что среди видов данного рода некоторые, обычно полиплоидные, размножаются апомиктично и имеют гаметофитные формы апомиксиса. Чем выше степень полиплоидии в ряду и чем больше число полиплоидных и анеуплоидных членов ряда, боль-

ше вероятности, что среди представителей этого рода имеются виды с менторальной гаметофитной формой апомиксиса.

Роды и виды с апогаметофитными формами апомиксиса, как правило, не образуют полиплоидных и анеуплоидных рядов. Причины такого явления мною рассмотрены в специальной работе о взаимосвязи полиплоидии и апомиксиса (Хохлов, 1963).

Полиэмбриония. Полиэмбриония, то есть образование в одном семени двух или больше зародышей, в некоторых случаях связана с явлением апомиксиса, что может быть использовано для выявления растений, имеющих тенденцию к апомиксису. Полиэмбриония у покрытосеменных возникает в результате ряда различных отклонений в ходе эмбриональных процессов. В зависимости от того, из каких элементов и каким путем возникают зародыши, полиэмбриония у покрытосеменных, по классификации М. С. Яковлева (1957), относится к нескольким различным типам, объединяемым в две группы: гаметофитно-гаметную и гаметофитно-спорофитную. Точное определение типа полиэмбрионии и возможности апомиктичного возникновения зародышей в большинстве случаев требует цитоэмбриологического исследования. Однако в отдельных случаях по внешним морфолого-анатомическим признакам зародышей и проростков можно определить апомиктичное происхождение дополнительных зародышей. Так, если в семени будет два зародыша-близнеца и дополнительный зародыш располагается в халазальной части семени, или оба зародыша располагаются рядом, но один слабее развит и имеет клетки мельче, чем другой, можно предполагать, что дополнительный зародыш возник без оплодотворения из антиподы или синергиды. Если при прорастании зародышей-близнецов один будет более развит, чем другой, это может также служить указанием на то, что слабее развитый зародыш возник без оплодотворения из редуцированных клеток зародышевого мешка. Цитологическое исследование таких зародышей-близнецов, как правило, показывает, что они гетероплоидны, то есть имеют разное число хромосом. Более крупный зародыш, возникающий в результате оплодотворения, будет иметь диплоидный набор хромосом, слабо развитый зародыш, возникающий без оплодотворения, — гаплоидный.

В тех случаях, когда в семени содержится несколько зародышей (больше двух), как правило, можно предполагать, что происхождение дополнительных зародышей связано с апомиксисом. Во многих случаях образование нескольких зародышей происходит вследствие апогаметофитной эмбрионии, как, например, у ряда представителей семейства Rutaceae (Citrus, Phellodendron, Ptelea и др.), более редко, видимо, вследствие развития зародышей в двух-четырех апоархеспорических зародышевых мешках, как это описано у некоторых видов рода Panicum.

Гинодиэция. При автономных формах апомиксиса цветок изменяет свою функцию, превращаясь из органа полового воспроизведения в орган бесполого воспроизведения. Соответственно этому в цветке происходят изменения в тех частях и структурах, которые утратили свое прежнее значение. Исследование цветка у некоторых апомиктичных растений показывает, что такие нефункционирующие части и структуры редуцируются до полного исчезновения. Редукция в первую очередь захватывает андроцей и венчик, а затем нектарники и рыльца со столбиком. Редукция андроцея начинается с того, что в пыльниках не образуется нормально развитой пыльцы, сами пыльники уменьшаются в размерах или совсем не образуются. В дальнейшем редукция захватывает и тычинки в целом. Это приводит к появлению «беспыльцевых» форм растений, как, например, у апомиктичных видов Taraxacum и Hieracium.

Обычно редукция андроцея сопровождается и редукцией венчика, который не только уменьшается в размерах, но и утрачивает яркость окраски, как, например, у Alchemilla. В связи с таким направлением в эволюции цветка у апомиктичных видов возникает своеобразная внутривидовая дифференциация особей по строению цветка. Часть особей, у которых редукционные процессы в цветке зашли далеко, будет иметь функционально и морфологически женский цветок, другая же часть особей может, в силу неравномерности развития редукционных процессов, сохранить обычного типа морфологически обоеполый цветок. Между этими крайними типами цветков, как правило, существует серия переходных форм. Такой тип внутривидовой дифференциации, когда

внутри вида имеются особи с обоеполыми и особи с женским цветком, получил название гинодиэции.

Таким образом, деформированная пыльца, редуцированный андроцей, редуцированный венчик и явление гинодиэции могут указывать на наличие у вида автономного апомиксиса. Однако все эти признаки, каждый в отдельности и все вместе, не являются абсолютными показателями наличия апомиксиса, так как те же явления могут возникать и в силу других причин. Так, деформированная пыльца часто образуется у гибридов, или при неблагоприятных условиях, или под влиянием каких-либо других причин, редукция андроцея может происходить в связи с переходом на раздельнополость, редукция венчика — при переходе на ветроопыление, а явление гинодиэции установлено у видов, у которых апомиксис хотя и вероятен, но пока еще не доказан (например, многие гинодиэцичные виды губоцветных).

Систематическое положение вида. В настоящее время можно с уверенностью утверждать, что апомиксис с большей частотой встречается в одних семействах и с меньшей в других (Хохлов, 1958, 1959). Конечно, вероятность обнаружения апомиктичных видов будет больше в тех семействах, где уже известно много случаев апомиксиса. В пределах семейств, как правило, апомиксис встречается «гнездами», захватывая определенные подсемейства, трибы и роды. Поэтому, если апомиктичный способ размножения известен у одного какого-либо вида, то большая доля вероятности, что такой же способ размножения может быть обнаружен и у других видов того же рода, или трибы, или подсемейства. Однако из этого правила есть немало исключений. Известно, что даже в пределах одного вида могут быть как сексуальные, так и апомиктичные формы.

Все рассмотренные косвенные признаки апомиксиса хотя и не дают окончательного ответа на возможность апомиктичного образования семян, но они могут оказаться полезными при поисках и выявлении апомиктичных видов и родов. Более определенный ответ может быть получен только при использовании прямых методов выявления апомиксиса. Такие методы являются более сложными и трудоемкими и требуют тщательного проведения экспериментальных работ. К числу прямых методов следует отнести:

Метод беспыльцевого режима

Прямым и убедительным доказательством наличия апомиксиса можно считать получение семян в условиях, когда опыление рыльца заведомо предотвращено, то есть при беспыльцевом режиме. В случаях с двудомными растениями это достигается выращиванием женских особей вдали от особей с мужскими цветками, когда опыление женских цветков невозможно. Собственно, таким путем и было открыто впервые явление апомиксиса у покрытосеменных растений. Еще в 1825 году англичанин Смит обратил внимание на то, что растущее в ботаническом саду в Кью (Англия) растение Alchornea ilicifolia имеет особи только с женскими цветками, которые тем не менее регулярно и обильно приносят семена. Этот двудомный вид был завезен в ботанические сады Европы из Австралии исключительно в виде женских особей и, видимо, образовывал семена без опыления. Тщательная проверка возможностей опыления женских особей Alchornea ilicifolia, предпринятая А. Брауном (Braun, 1857), позволила окончательно убедиться в том, что этот вид действительно не нуждается в опылении для развития нормальных семян. Таким же путем было обнаружено явление апомиксиса у другого двудомного вида из сложноцветных — Antennaria alpina. Этот вид встречается в природе почти исключительно в виде женских особей, нормально образующих семена. Особи с мужскими цветками долгое время не были обнаружены в природе (Kerner, 1876).

У видов с обоеполыми цветками выявление апомиксиса возможно путем кастрации тычинок с последующей изоляцией цветков. Впервые этот способ был применен Раункиером к одуванчику, а затем совместно с Остенфельдом (Raunkiaer и Ostenfeld, 1903) путем кастрации были проверены на апомиксис около трех десятков видов сложноцветных, в результате чего был открыт апомиксис у ястребинок.

Техника кастрации для проверки на апомиксис может быть такой же, как при гибридизационных работах, но в ряде случаев, поскольку опыление не производится, кастрации может подвергаться и столбик и рыльце. Так, у сложноцветных кастрация может быть проведена путем срезания верхней половины еще не распустившейся кор-

зинки (Поддубная-Арнольди и Дианова, 1937). При этом будут отрезаны не только пыльники, но и рыльца, полностью или частично. Такое значительное травмирование цветков не отражается на семенной продукции апомиктичных видов сложноцветных.

Когда производится кастрация только тычинок, необходима изоляция цветка, так же как необходима изоляция женских цветков у двудомных и у раздельнополых однодомных растений. Изоляция соцветий и цветков пергаментными или марлевыми изоляторами у некоторых видов неблагоприятно отражается на дальнейшем развитии цветка и может вызвать его отмирание. Так, в частности, происходит с некоторыми губоцветными (Salvia, Thymus), у которых соцветия женских особей обычно засыхают под изолятором.

У видов с раздельнополыми цветками, собранными в мужские и женские соцветия, проведение массовой кастрации возможно путем обрывания мужских соцветий до созревания пыльников, таким образом создается беспыльцевой режим на экспериментальном участке. Однако в этом случае надо иметь в виду возможность образования в женских соцветиях некоторого числа мужских цветков, что может вести к самоопылению. Оборванные мужские соцветия необходимо убирать с экспериментального участка, так как пыльники в них могут дозреть и в воздухе появится пыльца. Беспыльцевой режим может быть создан и при экспериментировании с двудомными растениями (в том числе и с гинодиэцичными). В этом случае особи с мужскими или с гермафродитными цветками должны или выпалываться, или у них должны обрываться соцветия до начала цветения.

Создание беспыльцевого режима без изоляции цветков имеет то преимущество, что женские цветки будут развиваться в естественных условиях, но при этом должна быть полная гарантия, что пыльца не будет занесена со стороны и удаление мужских цветков или особей с участка проведено тщательно. Во время цветения необходим дополнительный контроль за цветками, так как у гинодиэцичных форм в женских цветках могут иногда развиваться пыльники, что, видимо, связано с влиянием внешних условий.

Образование нормально развитых и всхожих семян при устранении возможности опыления свидетельствует

о способности вида к апомиксису. Но в случае, когда семена без опыления не завязываются, это еще не является доказательством отсутствия у вида способности к апомиксису. Методом изоляции можно обнаружить только автономные формы апомиксиса, менторальные же формы апомиксиса, когда необходимо опыление, этим методом, естественно, открыть нельзя.

Количество семян, завязавшихся без опыления, в сравнении с количеством семян, образуемых при обычных условиях цветения, может служить показателем «степени апомиктизации» вида. Если нет существенных различий в количестве семян в обоих случаях, то можно считать, что исследуемое растение является облигатным апомиктом, если же в условиях без опыления семена завязываются в заметно меньшем количестве, то здесь возможны два ответа: или исследуемое растение имеет факультативный апомиксис, или снижение семенной продукции произошло в результате нарушения нормального процесса развития семян при кастрации и изоляции. Таким образом, методом беспыльцевого режима можно определить только автономные формы апомиксиса и в пределах их установить облигатность или факультативность явления (в последнем случае надо считаться с возможностью неточного определения).

Метод гибридологический

В последние два десятилетия отдельными исследователями (Burton, 1948; Chase, 1947; Celarier и Harlan, 1957) для обнаружения апомиксиса стал применяться метод анализа потомства, возникающего при скрещивании морфологически различающихся родительских особей. Этот метод основывается на том, что при скрещивании апомиктичных форм гибриды или совсем не образуются и все потомство будет материнского типа (облигатный апомиксис,) или гибриды возникают в большем или меньшем проценте и соответственно этому часть особей, возникшая апомиктично, будет материнского типа (факультативный апомиксис).

Рассмотрим пример определения апомиксиса у некоторых злаков гибридологическим методом, проведенного Целариером и Харланом (1957). Ряд видов трех родов злаков — Bothriochloa, Dichanthium и Capillipedium ка-

стрировался термическим способом и опылялся как пыльцой других форм того же вида, так и пыльцой других видов того же рода и близких родов, имеющих доминантный маркерный признак. Потомство от этих скрещиваний выращивалось и анализировалось. Было установлено, что особи материнского типа составляли в большинстве скрещиваний от 92 до 100% и только в одном случае 84,7%.

Возможность самоопыления при применявшихся методах кастрации и изоляции проверялась постановкой контрольного опыта с заведомо сексуальным видом. Около 4500 цветков были кастрированы и опылены пыльцой других видов. Получили только 4 семени. При опылении пыльцой родственного растения семена завязывались очень хорошо. Этот опыт показал, что техника кастрации и опыления, применявшаяся в опытах, была надежной и самоопылением нельзя объяснить высокий процент материнских особей потомства.

Для решения вопроса о возможности генетического доминирования материнских признаков были проведены обратные скрещивания и скрещивания линий с различными числами хромосом. В обратных скрещиваниях не наблюдалось доминирования признаков линий, взятых в этом случае в качестве отцовских, как того следовало ожидать, если бы они обладали генетически доминантными признаками. При скрещивании разнохромосомных линий потомство не имело промежуточного числа хромосом. Все потомство обладало тем же числом хромосом, какое имелось у материнской особи. Следовательно, и данные обратных скрещиваний и данные скрещиваний разнохромосомных рас доказывают, что материнская наследственность потомства в основных опытах не является результатом генетической доминантности всех признаков материнского родителя.

Таким образом, если доказано, что материнская наследственность потомства не является ни результатом самоопыления, ни результатом генетического доминирования материнских признаков, то апомиксис можно считать единственной причиной преобладания материнского типа в потомстве от скрещиваний несхожих родителей.

Больший или меньший процент особей с материнским типом наследственности при опылении пыльцой различ-

ных форм является показателем факультативности или облигатности апомиксиса. В то же время большая разница в завязывании семян при опылении различными опылителями служит, по мнению Целариера и Харлана, указанием на то, что пыльца одних опылителей стимулирует, а других не стимулирует образование семян. Стимулирующее действие пыльцы, вероятно, связано с ее участием в оплодотворении вторичного ядра зародышевого мешка (менторальное оплодотворение), в результате чего нередуцированная и неоплодотворенная яйцеклетка начинает развиваться. В тех случаях, когда завязываемость семян не зависит от того, какой опылитель, вероятно наличие автономной формы апомиксиса, что проверяется дополнительно методом беспыльцевого режима.

Если в этом случае получается отрицательный результат, то, возможно, имеется индуцированный апомиксис, при котором выпадают оба акта оплодотворения, но пыльца оказывается необходимой в качестве физиологического раздражителя для начала развития зародыша и эндосперма.

Таким образом, метод гибридологического анализа позволяет выявлять как облигатные, так и факультативные формы апомиксиса, а в сочетании с методом беспыльцевого режима — автономные, менторальные и индуцированные формы апомиксиса.

Цитоэмбриологический метод

При апомиктичном способе размножения происходят определенные изменения в ходе эмбриональных процессов, в результате которых образуются нередуцированные (с соматическим числом хромосом) инициальные клетки, развивающиеся без оплодотворения в зародыш. Формы апомиксиса, при которых редуцированные (с гаплоидным числом хромосом) инициальные клетки (яйцеклетки, синергиды или антиподы) развиваются без оплодотворения в гаплоидный зародыш, не являются формой размножения, так как встречаются спорадически, а возникающие в этом случае гаплоидные особи, как правило, стерильны и не дают потомства.

Основные особенности эмбриональных процессов при апомиксисе в общих чертах изучены и описываются как

в сводных работах по апомиксису (Gustafsson, 1946; Nygren, 1954), так и в руководствах по эмбриологии растений (Магешвари, 1953; Модилевский, 1953). Цитоэмбриологические данные лежат в основе детальных классификаций форм апомиксиса (Хохлов, 1958 а, 1960). Поэтому цитоэмбриологические исследования, в частности установление, из каких клеток (редуцированных или нередуцированных, археспориальных или соматических) и каким путем происходит развитие зародышевого мешка, зародыша и эндосперма, а также пыльцы, дает возможность не только обнаружить апомиксис, но и определить его форму.

Как можно убедиться из описания прямых методов определения апомиксиса, все они требуют длительного и довольно сложного исследования, что делает их мало доступными при изучении семенного размножения в полевых условиях. В этом отношении более удобны косвенные методы, но они пока еще очень слабо разработаны и не всегда дают окончательный ответ о способах размножения. Значительную помощь при определении способа семенного размножения отдельных видов могут оказать сводные и обзорные работы по апомиксису у покрытосеменных, содержащие списки родов и видов, у которых установлено апомиктичное размножение (Stebbins, 1941; Gustafsson, 1946, 1947; Хохлов, 1950; Tschermak-Seysenegg, 1951; Nygren, 1954; Fryxell, 1957; Brown and Emery, 1958). Пользуясь такими списками родов и видов, надо не забывать двух обстоятельств: во-первых, эти списки далеко не полные; выявление новых апомиктичных видов и родов еще интенсивно продолжается, и, во-вторых, нельзя слепо доверяться указаниям в этих списках. В каждом случае следует производить проверку возможности апомиктичного размножения, так как известно, что некоторые виды, например хмель, имеют как апомиктичные, так и сексуальные формы, а многие роды включают как апомиктичные, так и сексуальные виды.

Определение формы семенного размножения связано с большими трудностями. Однако на современном этапе знаний об эволюционно-генетической неравноценности разных форм семенного размножения нельзя полноценно исследовать биологию семенного размножения безотносительно к той форме, в которой оно происходит.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. Ленинград, Изд. АН СССР, 1960.

Корчагин А. А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. Ленинград, 1960.

Левина Р. Е. К методике изучения распространения семян и плодов. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. Ленинград, 1960.

Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ., 1954.

Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1953.

Поддубная-Арнольди В. А. и Дианова В. Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов Бот. журн., т. 22, 1937, № 3.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. Ленинград, 1960.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. Ленинград, 1960.

Хохлов С. С. Бесполосеменные растения. Уч. зап. Саратовского ун-та, т. 16, вып. 1, биологический, 1946.

Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений. Уч. зап. Саратовского пед. ин-та, вып. II, 1950.

Хохлов С. С. Классификация апомиксиса у покрытосеменных. Докл. АН СССР, т. 119, № 4, 1958.

Хохлов С. С. О теоретических основах использования явления бесполосемянности в селекции и семеноводстве. Научн. докл. высш. шк., биологич. науки, № 3, 1958.

Хохлов С. С. О количестве видов растений, размножающихся бесполосеменным путем. Уч. зап. Саратовского ун-та, т. 64, вып. биолого-почвенный, 1959.

Хохлов С. С. Эволюция чередования поколений у высших растений и явление бесполосемянности. «Проблемы филогении и филогенеза». Хроника V совещания по филогении растений. Ленинград, 1960.

Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений. Второе совещание по полиплоидии 14—18 января 1963 г. Тезисы докладов. Ленинград, 1963.

Яковлев М. С. Основные типы полиэмбрионии высших растений. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. VII, вып. 4, 1957.

Braun A. Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin (1856), 1857.

Brown W. V. and Emery W. H. P. Apomixis in the Gramineae: Panicoideae. Amer. J. Bot., 45, 4, 1958.

Burton G. W. The method of reproduction in common Bachia grass Paspalum notatum. Jour. Am. Soc. Agron. 40, 1948.

Celarier R. P. and J. R. Harlan. Apomixis in Bothriochloa, Dichanthium and Capillipedium. Phythomorphology, 7, № 1, 1957.

Chase S. S. Techniques for isolating monoploid maize plants. Amer. J. Bot., 34, 1947.

Fryxell P. A. Mode of Reproduction of Higher Plants. Bot. Rev., v. 23, 1957, № 3.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Part I—III, Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avid. II 42(3); 43(2); 43(12); 1946—1947.
Kerner A. Parthenogenesis einer Angiospermen. Pflanz. Sitzb. Acad. Wiss. Wien. 71, 1, 1876.
Nygren A. Apomixis in the Angiosperms. Bot. Rev. v. 20, № 10, 1954.
Raunkiaer og Ostenfeld. Kastrirungs försäg med. Hieracium og andre Cichorieae. Bot. Tidskrift. Bd. 25, 1903.
Stebbins G. L. Apomixis in the Angiosperms. Bot. Rev. v. 7, № 10, 1941.
Tschermak-Seysenegg E., Reizfruchtung (Samenbildung ohne Befruchtung). Biol. Gen. (Vienna) 19(1), 1951 (1949).

К. К. НИКИТИНА

О СЕМЕННОМ РАЗМНОЖЕНИИ СПОРЫША

(Саратовский педагогический институт)

Спорыш — горец птичий (Polygonum aviculare L.) — имеет широкое распространение. Он известен и в Старом и в Новом свете.

Это однолетнее растение встречается повсеместно по обочинам дорог, на выгонах, пастбищах, близ жилья и т. п. Субстратом для него являются различные почвы, лучше тяжелые с примесью извести. Он стоек против вытаптывания; его сильно ветвящиеся, прижатые к почве стебли не повреждаются при наступании на них, проходе машин и скота.

Спорыш обычно образует чистые заросли, реже распространен в травостое окружающих растений. Заросли спорыша плотно покрывают почву, что препятствует распылению ее, задерживает пылевую поземку (рис. 1).

Спорыш не занимает больших массивов, но поскольку он очень широко распространен, естественные запасы его неограниченны.

В настоящее время спорыш начал использоваться для устройства газонов, для озеленения спортивных площадок, потому что он дает однородный, плотный, почти не требующий ухода травостой. Спорыш охотно поедается скотом и птицей.

Спорыш — типичное яровое растение, цветет и плодоносит с мая до заморозков, во время заморозков листья опадают, стебли же продолжают оставаться зелеными.

Размножается спорыш только семенами. Однако наблюдались случаи, когда присыпанная ветвь давала корни и, отделенная от материнского организма, продолжала расти. При этом корни образуются не только в узлах, но и по всему стеблю в междоузлиях.

Семена спорыша обладают растянутым периодом прорастания и способностью сохранять всхожесть годами. Массовые всходы спорыша появляются сразу же после стаивания снега. Семядоли проростков с короткими черешками, довольно плотные, темно-зеленые, голые, эл-

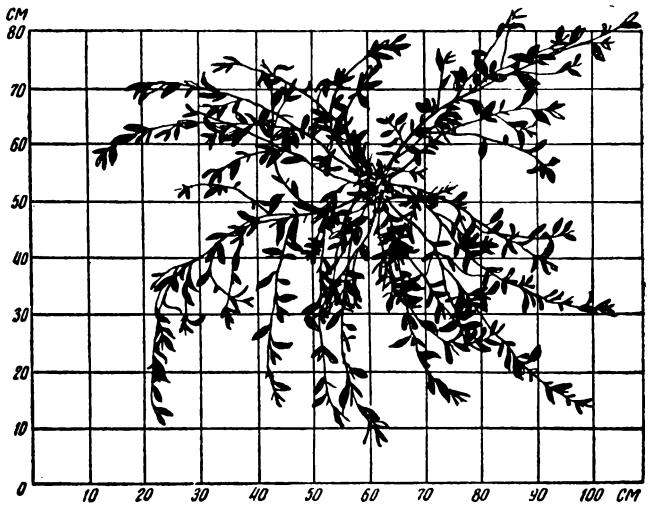


Рис. 1. Горизонтальное размещение побегов спорыша на поверхности почвы.

липтические или округлые. Наибольшая их величина до 1 *см* длиной и 0,2—0,3 *см* шириной в самой широкой части. У всходов семенная оболочка выносится семядолями на поверхность почвы. При появлении первого настоящего листа главный корень начинает ветвиться. Первые настоящие листья появляются недели через две после всходов, и только затем идет быстрое нарастание вегетативной массы. В середине мая большинство растений спорыша находится в фазе 4—6 листьев. Корневая система в это время представлена хорошо выраженным главным корнем (длина 8—10 *см*), у которого имеется около

20 корней второго порядка. Появляются корни третьего порядка. В начале июня, когда растение находится в фазе 8—10 листьев, семядоли у большинства растений отмирают, однако у некоторых они сохраняют жизнедеятельность значительно дольше.

Проростки из укороченных плодов всегда окрашены антоцианом, тогда как проростки из длинных плодов зеленые. Зацветание растений наступает быстрее при уменьшении влаги в почве, повреждениях, например при удалении части листьев или листовых пластинок.

Спорыш имеет частные соцветия с 3—7 цветками. Цветки расположены на цветоножках, которые, удлиняясь, выдвигают цветок из пленчатого раструба. Таких пленчатых раструбов бывает столько, сколько цветков.

Лепестки имеют белую, иногда розовую окраску, которая исчезает после оплодотворения, околоцветник же становится зеленым. Размеры околоцветника от 3 до 5 *мм*. Цветки спорыша раскрываются при ярком освещении, в пасмурную погоду и ночью они закрыты. Продолжительность цветения одного цветка зависит от его положения на стебле и в завитке и варьирует от 1 до 10 дней, поэтому растение спорыша как бы всегда в цвету. Если цветок освещен, то срок цветения его сокращается; затенение цветков удлиняет период цветения. На более ксерофитных участках спорыш зацветает раньше и период его цветения короче.

Цветки спорыша всегда обоеполые, типичные для рода в целом. Каждый цветок имеет 8 тычинок, располагающихся в два круга (5+3), и трехгранную завязь с тремя короткими столбиками, которые заканчиваются грибообразными рыльцами. Отклонением от типа является то, что цветки спорыша различаются по относительным размерам пестиков и тычинок. По этому признаку хорошо выделяются два основных типа цветков. Схема строения их изображена на рис. 2. Между ними имеются и переходные формы. Короткотычинковые цветки имеют довольно постоянные размеры тычинок (0,1 *см*), а длиннотычинковые — довольно постоянные размеры пестиков (0,4 *см*). Выделить отдельные растения с однотипными цветками не удалось. Оба типа цветков встречаются на одних и тех же растениях.

У рано распускающихся цветков спорыша преобладает самоопыление, потому что в тот момент, когда созре-

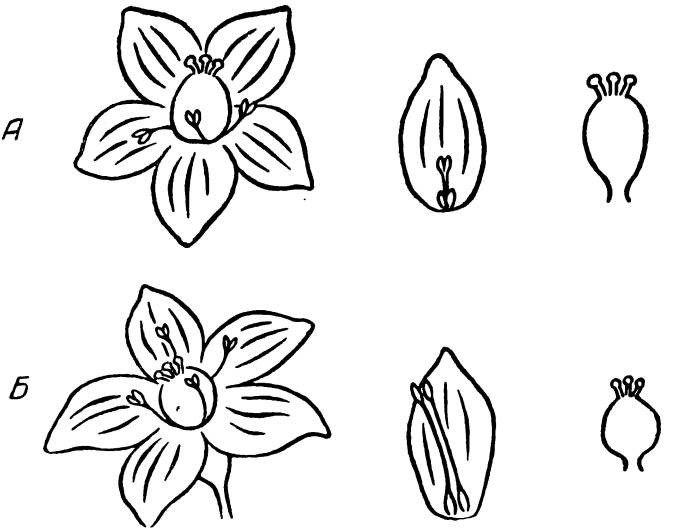


Рис. 2. Схема строения цветков спорыша:
А — короткотычинковый цветок; *Б* — длиннотычинковый цветок.

вают рыльца, освобождается пыльца, оставшаяся в тычинках внутреннего круга, и вся пыльца тычинок наружного круга. В цветках, зацветающих позже, пестик достигает большей величины, это исключает самоопыление. Плоды образуются только при перекрестном опылении, а так как оно происходит не очень часто, то плодов формируется мало.

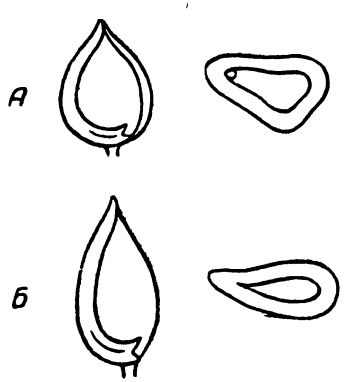


Рис. 3. Схема строения плодов спорыша в продольном и поперечном разрезах:
А — короткие плоды (длина 3 *мм*, ширина 1 *мм*); *Б* — длинные плоды (длина 5 *мм*, ширина 0,7—0,8 *мм*).

Большое количество цветков при позднем цветении (во второй половине лета) совсем не опыляется и не дает плодов. Короткотычинковые цветки зацветают раньше, их плоды короткие и широкие, с твердым темно-коричневым шероховатым околоплодником 3 *мм* длиной и до 1 *мм* шириной. Зародыш прямой с мучнистым эндо-

спермом (рис. 3). При созревании плод почти не выдается из околоцветника.

Длиннотычинковые цветки дают длинные плоды с неодинаковыми гранями 5 *мм* длиной, в расширенной части до 0,7—0,8 *мм* ширины, ланцетные или продолговатые, часто серповидные. Околоплодник тонкий, через него хорошо видна зеленая окраска зародыша семени. Околоплодник буреет только при высыхании.

Длинные плоды имеют вытянутый зародыш и эндосперм (см. рис. 3). Плоды выдаются из околоцветника. Между короткими и длинными плодами имеются переходы. Тем не менее два типа плодов на одном растении

Таблица 1

Семенная продуктивность растений спорыша и соотношение типов плодов

№ растений	Всего цветков	Зрелых плодов		Из них длинных		Из них коротких		Бесплодных цветков		Общий вес зрелых плодов	Вес 1000 длинных плодов	Вес 1000 коротких плодов
	количество	количество	%	количество	%	количество	%	количество	%			
Растения ранние												
1	974	953	97,0	166	17,4	787	82,6	21	3,0			
2	1110	1099	99,0	241	21,9	858	78,1	11	1,0			
3	1231	1207	98,6	344	28,5	863	71.5	24	1,4			
4	1118	1074	96,1	193	17,9	881	82,1	44	3,9			
5	1012	1002	99,1	210	20,9	792	79,1	10	0,9			
6	981	958	97,0	150	15,6	808	84,4	29	3,0			
7	900	855	95,0	136	15,8	719	84,2	45	5,0			
8	1024	994	96,7	188	18,9	806	81,1	30	3,3			
9	1048	1007	96,1	221	22,0	786	78,0	41	3,9			
10	991	971	97,1	198	20,3	779	79,7	20	2,9			
В среднем		1012	97,2	204	19,9	807	80,1	275	2,8	14,670	1,570	1,397
Растения поздние												
1	1228	1009	81,4	821	81,4	188	18,6	219	18,6			
2	1524	1204	79,0	951	79,8	253	20,2	320	21,0			
3	1405	1128	80,2	948	84,0	180	16,0	277	19,8			
4	948	740	78,0	606	81,8	134	18,2	208	22,0			
5	1100	893	81,1	784	87,8	109	12,2	207	18,9			
6	1084	900	83,0	765	85,0	135	15,0	184	17,0			
7	974	789	81,0	662	83,8	127	16,2	185	19,0			
8	848	653	77,0	548	83,9	105	16,1	195	23,0			
9	959	720	75,0	563	78,1	157	21,9	239	25,0			
10	1317	1001	76,0	770	76,9	231	23,1	316	24,0			
В среднем		908	79,2	741	82,25	161	17,75	235	20,8	14,157	1,589	1,408

выявляются резко, благодаря указанным выше характерным признакам. Разные плоды могут быть не только на одном растении, но и в пределах одного соцветия.

Как видно из таблицы, семенная продуктивность в среднем у раннецветущих растений равна 1012 плодам, из них длинных плодов в среднем 19,9%, коротких плодов 80,1%, тогда как у растений поздно цветущих соответственно 82,25 и 17,75%. Однако общий вес плодов у 10 растений ранних и поздних почти одинаковый. Вес 1000 штук плодов коротких несколько уступает весу длинных плодов.

Одновременно с цветением идет и процесс формирования и созревания плодов. От момента оплодотворения до полного созревания плодов проходит около двадцати дней. Цветение и созревание плодов растягивается до конца вегетации спорыша.

Если плоды после осыпания не попадают в благоприятные условия, то они вступают в длительный период покоя. У длинных плодов период покоя можно нарушить промораживанием (3 суток при температуре от —3 до —5°). Период покоя коротких плодов можно нарушить действием однопроцентного раствора соляной кислоты (24 часа). На второй год короткие плоды теряют период покоя и прорастают без воздействия внешних факторов.

Свет не оказывает влияния на всхожесть и энергию прорастания плодов.

При намачивании длинные плоды спорыша быстро теряют всхожесть, а короткие остаются живыми даже при появлении на них плесневых грибков.

Проростки из коротких и длинных плодов различны по окраске. Проростки из коротких плодов с красным оттенком, исчезающим через 2—3 дня, а проростки из длинных плодов зеленые. Неокрашенной остается только верхушка зародышевого корешка.

Гетерокарпичность играет большую роль в жизни растений спорыша, обеспечивая на длительное время запасы жизнеспособных семян в почве. Длинные плоды прорастают более быстро, тем самым увеличивают возможность распространения спорыша и способствуют его расселению. Таким образом, разнообразие плодов обеспечивает произрастание спорыша в различных местообитаниях.

Причины гетерокарпичности у спорыша нами еще не выяснены. Анализ пыльцевых зерен показал, что они различны по величине и выполненности. Весьма возможно, что имеет место апогамия. Не выяснены способы опыления и влияние их на образование плодов, до конца еще не ясна и роль факторов среды.

Растения, выращенные из коротких и длинных плодов, различаются по морфологическим признакам, а также мощностью развития. Так, например, 1) число стеблей первого порядка у растений из длинных плодов равнялось 10, а из коротких плодов — 4; 2) длина наибольшего стебля первого порядка соответственно 40 *см* и 15 *см*; 3) количество междоузлий у растений из длинных плодов было 23, у растений из коротких плодов — 12; 4) длина и ширина листовых пластинок длинных плодов вдвое больше, чем у растений, выращенных из коротких плодов; 5) окраска листьев и стеблей у растений, выращенных из коротких плодов, более темная, чем у растений из длинных плодов; 6) зацветание у растений из длинных плодов наступает раньше.

Выводы

1. У спорыша выявлены два типа цветков, различающиеся морфологически и фенологически (сроки цветения).

2. Двум типам цветков соответствуют и два типа плодов. Короткотычинковые цветки дают укороченные широкие плоды; длиннотычинковые — удлиненные плоды.

3. Из плодов разного типа развиваются растения, существенно различающиеся между собой.

4. Гетерокарпичность спорыша, с одной стороны, создает запасы плодов этого растения в почве, а с другой, — способствует быстрому прорастанию плодов. Поэтому спорыш может расселяться на новых территориях в течение всего вегетационного периода.

5. Особенности биологии семенного размножения спорыша увеличивают возможности его практического использования.

А. И. МАРТЬЯНОВА

К БИОЛОГИИ ФОРМИРОВАНИЯ И СОЗРЕВАНИЯ СЕМЯН КОРМОВЫХ БОБОВ

(Всесоюзный институт кормов)

До последнего времени кормовые бобы имели ограниченное распространение в производстве, их возделывали преимущественно как огородную культуру. При расширении посевов этой культуры в новых условиях агротехники и механизации встречается ряд трудностей, особенно при возделывании на семена. Практика показывает, что семена кормовых бобов, выращенные в условиях лесо-луговой зоны, часто имеют низкие посевные качества. Но отдельные хозяйства этой зоны получают высококачественный посевной материал кормовых бобов. Это свидетельствует о том, что вопросы семеноводства данной культуры разработаны недостаточно. До сих пор дискутируется вопрос о способе опыления цветков кормовых бобов, о способах посева и сроках уборки их на семена и другие, то есть нет достаточно четких рекомендаций, применяя которые, хозяйства могли бы получить высокие урожаи семян хорошего качества. Такие рекомендации могут быть даны только на основе знания биологических особенностей формирования и созревания семян в различных условиях выращивания.

В связи с этим в лаборатории семеноведения Всесоюзного научно-исследовательского института кормов в 1962—1963 годах проводились исследования в указанном направлении.

Все биологические вопросы изучались на центральной экспериментальной базе института (под Москвой) на четырех сортах кормовых бобов, различающихся между собой по скороспелости и происхождению (Йыгева, Черно-фиолетовый ВИК, Качалкинский и Херц Фрея). Во время вегетации проводились тщательные наблюдения за погодными условиями: в травостое три раза в день определяли температуру, относительную влажность воздуха и подробно записывали изменения погоды в течение дня.

Вопросы цветения и плодообразования изучали на всех четырех сортах. На каждом сорте перед бутонизацией было выделено по шести растений, на которых этикетками отмечались все кисти по мере их появления, а цветки

на каждой кисти перевязывались разноцветными нитками. Во время бутонизации и цветения каждый цветок просматривался два-три раза в день. В период плодообразования и созревания семян бобы просматривались один раз в день. Все это позволило отметить начало и полное распускание цветка, увядание лепестков венчика, завязывание плода, переход каждого боба из одной фазы поспевания в другую.

Накопление сухого вещества, рост семени и жизнеспособность семян изучали на специально выделенных растениях (по 20 на каждом сорте), за которыми велись те же наблюдения, что и при изучении вопросов цветения, но в каждой кисти отмечались не все цветки, а только два нижних, поскольку из них чаще всего образуются бобы. Пробы брались через каждые 5 дней, начиная с момента увядания лепестков венчика цветка, с фазы «формирующиеся бобы».

Кроме того, на тех же делянках брали пробы растений по фазам спелости и определяли в них также содержание сухого вещества и жизнеспособность семян. В обоих случаях учитывалась ярусность. Бобы 1—4 нижних кистей относили к нижнему ярусу, бобы 5—8 кистей — к среднему и остальные к верхнему ярусу. При анализе семян объединялись бобы только одного яруса.

Анализы на содержание абсолютно сухого вещества проводили по общепринятой методике, путем высушивания размолотых семян до постоянного веса в сушильном шкафу при температуре 105°.

Жизнеспособность семян определяли методом ускоренного проращивания, разработанным в лаборатории семеноведения института кормов. Этот метод состоит в следующем: предварительно семена разрезаются в поперечном направлении, замачиваются в воде, затем оболочка снимается, а половинки с зародышевым корешком ставятся на проращивание, это дает возможность получить результаты в течение 1—2 суток.

Особенности цветения и плодообразования кормовых бобов

Цветение кормовых бобов происходит акропетально и продолжается до образования в пазухах вновь появляющихся листьев цветочных почек. Продолжительность

цветения как всего растения в целом, так и отдельного цветка в сильной степени зависит от условий погоды. При теплой и сухой погоде цветок значительно быстрее распускается и отцветает, чем при погоде холодной и дождливой (табл. 1).

Таблица 1

Продолжительность цветения отдельного цветка в зависимости от погоды

Год	Период	Температура и относительная влажность воздуха в 13.00 час.	Продолжительность в сутках	
			распускания цветка	цветения
1962	I 28/VI—6/VII	16,9°С; 63 %	3,0	4,0
	II 10/VII—18/VII	15,1°С; 68 %	3,5	4,5
1963	I 30/VI—6/VII	14,6°С; 86 %	6,4	5,8
	II 12/VII—20/VII	24,5°С; 71 %	2,7	3,2

Так, в холодную дождливую погоду 1963 года (I период) цветок распускался более 6 суток и не увядал свыше 5 суток, но когда холодный период сменился теплой сухой погодой, продолжительность распускания и цветения отдельного цветка сократилась более чем в два раза (II период).

Наблюдения также показали, что кормовые бобы чувствительны к высоким температурам и низкой относительной влажности воздуха. В жаркую сухую погоду, когда температура воздуха поднималась до 25—30°С, а относительная влажность воздуха была ниже 50%, цветки весь день оставались закрытыми и открывались только после 16—17 часов, когда жара несколько спадала и относительная влажность воздуха поднималась до 60—70%. Замечено также, что решающим фактором здесь является относительная влажность воздуха, а не температура. Этим явлением в какой-то степени можно объяснить низкое плодообразование в 1963 году по сравнению с 1962 годом. В засушливую, жаркую погоду, когда растения испытывали недостаток влаги в почве и воз-

душную засуху, цветки их весь день оставались закрытыми и была меньшая вероятность перекрестного опыления. В связи с этим процент плодообразования в 1963 году снизился по сравнению с 1962 годом у сорта Чернофиолетовый ВИК в два раза, а у сорта Херц Фрея более чем в три раза (табл. 2).

Таблица 2

Цветение и плодообразование кормовых бобов

Год	Сорт	В среднем на растение				Процент плодообразования
		кистей	цветков	цветков в кисти	спелых бобов	
1962	ВИК . . .	13	74	5,5	21	28,3
	Херц Фрея .	13	82	5,8	43	52,4
1963	ВИК . . .	13	85	4,8	12	14,5
	Херц Фрея .	13	72	5,5	12	16,7

К такому же выводу приводят и данные табл. 3, где показано, что в оба года исследований наибольший процент опавших репродуктивных органов (45,3—67,3%) приходился на цветки, не завязавшие бобов.

Таблица 3

Опадение цветков и бобов по периодам
(в процентах к общему числу опавших)

Состояние опавших репродуктивных органов	ВИК		Херц Фрея	
	1962	1963	1962	1963
Увядшие цветки	67,3	66,1	45,3	48,3
Завязи	22,3	22,4	20,0	21,3
„Формирующиеся бобы" .	10,4	11,5	34,7	30,4

Такое явление нельзя объяснить только погодными условиями, так как в два резко противоположных по погодным условиям года процент опавших цветков колеблется незначительно. Здесь немалую роль, очевидно, играет способ опыления и питания цветков.

По вопросу опыления кормовых бобов имеются противоречивые данные. Многие считают, что цветки кормовых бобов хорошо опыляются собственной пыльцой, и поэтому насекомые не оказывают существенного влияния на процент плодо- и семеобразования (Ридел, Уорт, 1960, и др.). Другие на основании своих опытных данных

утверждают, что перекрестное опыление с помощью пчел имеет большое значение: оно увеличивает урожай семян в 2 раза (Скривен, Купер, Аллен, 1961, и др.).

Ч. Дарвин своими опытами показал, что у кормовых бобов при перекрестном опылении образуется значительно больше семян, чем при самоопылении. Причем повышение урожая происходит в основном за счет увеличения числа семян в плодах.

Наши опыты подтвердили результаты Ч. Дарвина, Скривена, Купера (табл. 4).

Таблица 4

Количество бобов и семян, образовавшихся при свободном опылении и под изолятором

Сорт	Самоопыление (под изолятором)			Свободное опыление (без изоляции)		
	на 1 *кв. м*		число семян в бобе	на 1 *кв. м*		число семян в бобе
	бобов	семян		бобов	семян	
ВИК	74	166	2,1	120	372	3,1
Херц Фрея .	95	203	2,1	156	496	3,2

При свободном опылении, когда есть доступ насекомых и возможно перекрестное опыление, бобов образуется в 1,5—2 раза, а семян в 2—2,5 раза больше, чем при самоопылении. Следовательно, обильное количество разнообразной пыльцы, имеющее место при доступе насекомых, позволяет оплодотворить большее число семяпочек (3,2 семени против 2,1).

Чтобы исключить влияние изоляции, были поставлены дополнительные опыты с подсадкой культурных пчел под изоляторы.

Эти опыты показали (табл. 5), что снижение плодообразования при изоляции связано с отсутствием насекомых-опылителей, а не с условиями затемнения.

Одновременно мы изучали продуктивность растений, выросших из семян, полученных при самоопылении и с участием насекомых-опылителей. С этой целью из урожая 1962 года были отобраны семена каждого варианта и в 1963 году высеяны в поле широкорядным способом с междурядьями 45 *см*, в трехкратной повторности при парном методе сравнения; размер делянки 2,5 $м^2$. Лабораторная всхожесть всех вариантов была 98—100%, полевая — 80—90%. Такой же опыт был заложен в сосудах

Таблица 5

Влияние способа опыления на образование бобов и семян (сорт Чернофиолетовый ВИК)

Условия опыта	На 1 *кв. м* в шт.		Среднее число семян в бобе
	бобов	семян	
Самоопыление (под изоляторами) .	65	120	1,8
Опыление пчелами (под изоляторами)	120	355	2,8
Временное снятие изолятора (на 3—4 часа в течение 6 дней) . . .	94	311	3,3
Контроль—свободное опыление . .	117	375	3,2

в 10-кратной повторности. Данные этих исследований представлены в табл. 6 и 7.

Таблица 6

Влияние способа опыления на качество семян кормовых бобов

Сорт	Способ опыления	Высота растений перед уборкой в *см*	Вес 1000 семян в *г*	Урожай семян с 10 *кв. м*	
				в *кг*	в % к свободному опылению
Чернофиолетовый ВИК	Самоопыление (при изоляции)	125,2	320	2,6	55,2
	Свободное опыление	124,4	380	4,7	100
Херц Фрея	Самоопыление (при изоляции)	132,6	360	2,8	65,2
	Свободное опыление	139,4	380	4,3	100
Йыгева	Самоопыление (при изоляции)	127,7	540	4,9	76,6
	Свободное опыление	129,0	556	6,4	100

Из табл. 6 видно, что способ опыления оказывает существенное влияние на качество посевного материала. Так, растения, выросшие из самоопыленных семян, по всем трем сортам снизили семенную продуктивность на 24—45%. В варианте «свободное опыление» по всем трем сортам была бóльшая высота растений, особенно в на-

чальный период роста, и несколько выше вес 1000 семян.

Подобные данные получены и в вегетационных сосудах (табл. 7).

Таблица 7

Влияние способа опыления на продуктивность кормовых бобов (сорт Чернофиолетовый ВИК)

Способ опыления	Ср. высота растений на 40-й день от всходов в *см*	В среднем на одно растение в шт.	
		бобов	семян
Самоопыление (при изоляции) . . .	80,5	7	16
Свободное опыление	95,4	19	40

Как высота растений, так и число бобов и семян значительно больше у растений, выросших из семян, которые получены при свободном опылении.

Чтобы исключить влияние изоляции, нами в полевых условиях были высеяны семена, полученные при подсадке пчел под изолятор и при временном снятии изолятора для доступа насекомых. Данные (табл. 8) показывают, что, несмотря на изоляцию, растения, выросшие из этих семян, имели продуктивность, близкую к контролю (свободное опыление).

Таблица 8

Влияние изоляции на качество семян (сорт Чернофиолетовый ВИК)

Условия опыта	Высота растений перед уборкой в *см*	Вес 1000 семян в *г*	Урожай с 10 *кв. м*	
			в *кг*	в % к контролю
Запуск пчел под изолятор	129,8	360	3,5	92,1
Временное снятие изолятора	130,6	390	4,1	108,0
Контроль (свободное опыление)	131,9	360	3,8	100

Следовательно, снижение продуктивности при самоопылении (см. табл. 6 и 7) произошло за счет способа опыления, а не потому, что семена были получены при изоляции.

Наряду с изучением влияния погодных условий и способа опыления на плодообразование кормовых бобов, мы вели наблюдения за образованием бобов в зависимости от высоты расположения цветочной кисти на растении и от положения цветка в кисти.

Опыты, проводившиеся в течение двух лет на четырех сортах, показали (табл. 9), что по мере увеличения высоты расположения цветочной кисти на растении процент образования спелых бобов снижается.

Таблица 9

Образование бобов по ярусам на растении
(в процентах к общему числу цветков)

Год	Сорт	Нижний ярус	Средний ярус	Верхний ярус
1962	ВИК	26,9	28,5	23,1
	Херц Фрея	73,9	42,3	21,4
1963	Йыгева	25,3	22,7	9,5
	ВИК	31,9	11,9	2,9
	Качалкинский	24,1	18,3	6,2
	Херц Фрея	33,1	10,7	0

Также выяснилось, что не все цветки в кисти одинаково образуют бобы. Два нижних цветка кисти дают наибольший процент завязывания бобов, меньше образуется бобов из средних цветков и почти не завязываются бобы в верхних цветках кисти. Эта закономерность проявилась в оба года исследований и на всех изучаемых сортах (табл. 10). Такое явление наблюдается и у других

Таблица 10

Образование бобов в зависимости от расположения цветков в кисти
(в процентах от числа цветков)

Год	Сорт	Два нижних цветка	Два средних цветка	Верхние цветки
1962	ВИК	56,1	12,2	0
	Херц Фрея	88,7	61,5	16,2
1963	Йыгева	41,9	5,0	0
	ВИК	34,9	5,4	0
	Качалкинский	38,0	1,8	0
	Херц Фрея	39,3	2,9	0

культур (хлопчатник). Исследованиями Л. А. Полянской, А. К. Носова, К. Е. Овчарова (1963) выявлена определенная связь между содержанием аскорбиновой кислоты в репродуктивных органах хлопчатника и оплодотворе-

нием. Так, «цветки первых плодовых мест — хорошо оплодотворяющиеся — имеют повышенное содержание аскорбиновой кислоты, а в цветках же наружных конусов, у которых плодообразование идет плохо, содержится значительно меньше этого витамина» (Полянская, Носов, Овчаров, 1963). Можно предположить, что и у кормовых бобов существует подобная зависимость. Но, чтобы сказать определенно, необходимо провести обстоятельные исследования в этом направлении.

Выявлены сортовые различия плодообразования.

Одни сорта (Херц Фрея, ВИК) в условиях 1963 года образовали бобы только в нижнем ярусе, у других (Йыгева, Качалкинский) распределение плодов на растении было более равномерное. При одних и тех же условиях у сорта Херц Фрея образовалось больше бобов, чем у сорта Чернофиолетовый ВИК. Особенно это проявилось во влажный 1962 год, когда у сорта Херц Фрея было в два раза больше бобов, чем у Чернофиолетового ВИК. В 1963 году большой разницы в плодообразовании между сортами не наблюдалось, поскольку у среднеспелых сортов (Качалкинский, ВИК) и особенно позднеспелого сорта Херц Фрея период массового плодообразования совпал с крайне неблагоприятными погодными условиями (жара и засуха).

Одновременно с изучением продолжительности распускания цветка и цветения нами изучался процесс формирования и поспевания бобов при различных погодных условиях. Наблюдения проводились на тех же растениях, на которых изучались вопросы цветения.

Исследования показали, что продолжительность фаз поспевания бобов сильно колеблется в зависимости от погодных условий. В дождливую прохладную погоду 1962 года (среднесуточная температура за период формирования плодов — полная спелость 12,2°С; сумма осадков 149,5 *мм*) поспевание бобов и созревание семян происходило очень замедленно. Особенно длительной оказалась фаза «зеленая спелость», она продолжалась больше месяца (33 дня), в то время как в сухое жаркое лето 1963 года, когда среднесуточная температура за тот же период составляла 19,2°С, сумма осадков — 25,4 *мм*, продолжительность этой фазы сократилась до 16—10 дней, то есть более чем в 2 раза. Еще бо́льшая разница по годам наблюдалась при прохождении фазы

«желтая спелость». Так, в 1962 году фаза «желтая спелость» продолжалась около 30 дней, в условиях же жаркой сухой погоды 1963 года она длилась всего лишь 10—15 дней (табл. 11). Также замечено, что продолжитель-

Таблица 11

Продолжительность фаз поспевания бобов в зависимости от погодных условий и сорта (в днях)

Год	Сорт	Фазы			Весь период
		формирование	зеленая спелость	желтая спелость	
1962	Чернофиолетовый ВИК	21	33	26	80
	Херц Фрея . . .	20	24	31	75
1963	Чернофиолетовый ВИК	15	14	13	42
	Херц Фрея . . .	14	10	15	39
	Качалкинский .	14	16	10	40
	Йыгева	15	17	9	41

ность прохождения фаз «зеленая и желтая спелость» неодинакова по сортам. Например, сорт Херц Фрея в оба года изучения по сравнению с другими сортами имеет меньшую продолжительность фазы «зеленая спелость» и несколько большую продолжительность фазы «желтая спелость».

Особенности формирования и созревания семян кормовых бобов в зависимости от погодных условий

Вопросы формирования и созревания семян кормовых бобов изучены недостаточно. Имеются работы Г. Гжесюк, Э. Суйка (1962), Т. Межвинской, Э. Суйка (1963) и других, в которых приводятся подробные исследования процессов, происходящих в семенах при их созревании. Однако при этом не учитывается роль внешних условий.

В своих исследованиях мы стремились максимально учитывать влияние внешних условий на формирование и созревание семян и найти такой объективный показатель, который бы наиболее полно характеризовал жизнеспо-

собность семян в процессе их формирования и созревания.

С этой целью формирование и созревание семян изучалось нами в двух направлениях. Накопление сухого вещества, средний вес семени и жизнеспособность определяли, с одной стороны, в зависимости от числа дней, прошедших с момента оплодотворения семяпочки, с другой стороны, по фазам спелости бобов.

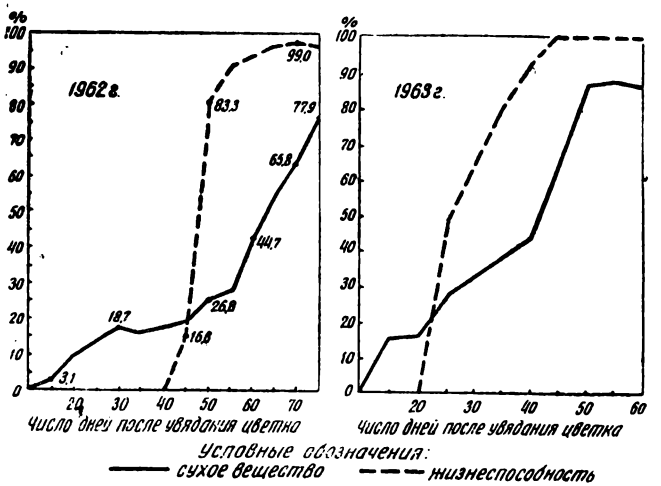


Рис. 1. Динамика накопления сухого вещества (в % к сырому весу) и жизнеспособности (% всхожести) семян кормовых бобов. Сорт Херц Фрея.

Кроме того, мы изучали ход созревания семян в зависимости от расположения их на растении, то есть от ярусности.

Изучение динамики формирования и созревания семян в зависимости от числа дней, прошедших с момента оплодотворения семяпочки, показало, что в одних условиях — жаркое и сухое лето 1963 года — семена становятся жизнеспособными на 25—30-й день, в других — влажное и прохладное лето 1962 года — это происходит только на 45—50-й день после оплодотворения семяпочки (рис. 1). Это значит, что при определении этапов развития семени нельзя ориентироваться на этот показатель, как рекомендуют Г. Гжесюк, Э. Суйка (1962).

Наши исследования показали, что наиболее объективным показателем состояния созревших семян является содержание абсолютно сухого вещества в них. График (рис. 1) показывает, что как в условиях 1962 года, так и в условиях 1963 года семена становятся жизнеспособными при содержании сухого вещества в них около 25%, то есть при влажности семян 75%, а полностью жизнеспособными они бывают при содержании сухого вещества в них около 50%. Это проявляется на всех сортах, во всех трех ярусах на растении.

Следовательно, критерием спелости семян кормовых бобов является содержание сухого вещества в них или влажность.

Как уже было сказано выше, при изучении динамики накопления сухого вещества по фазам спелости учитывалась ярусность. При этом было установлено, что семена разных ярусов имеют различный процент абсолютно сухого вещества и неодинаковую жизнеспособность: в нижнем ярусе они всегда выше, чем в среднем и верхнем. Эта закономерность проявляется в оба года изучения на всех сортах, но не во все фазы одинаково (рис. 2, 3). Так, в первые сроки (фазы «формирование бобов» и «зеленая спелость») разница по содержанию сухого вещества между нижним, средним и верхним ярусами значительно больше, чем в последующие сроки, и в конце фазы «желтая спелость» она совсем исчезает. Это свидетельствует о том, что процесс созревания семян в бобах среднего и верхнего ярусов происходит несколько быстрее, чем в бобах нижнего яруса. Это подтверждают и данные табл. 12.

Таблица 12

Динамика накопления абсолютно сухого вещества в семенах по ярусам на растении (в %)

Ярус	Сорт	Число дней от начала увядания венчика			
		25	35	45	55
I	ВИК	23,2	42,2	55,8	82,9
II	ВИК	27,1	44,4	81,5	86,3
I	Херц Фрея . . .	28,6	44,7	87,2	87,4
II	Херц Фрея . . .	30,9	54,5	87,5	87,2

Из таблицы видно, что в один и тот же день с момента увядания венчика в семенах нижнего яруса содер-

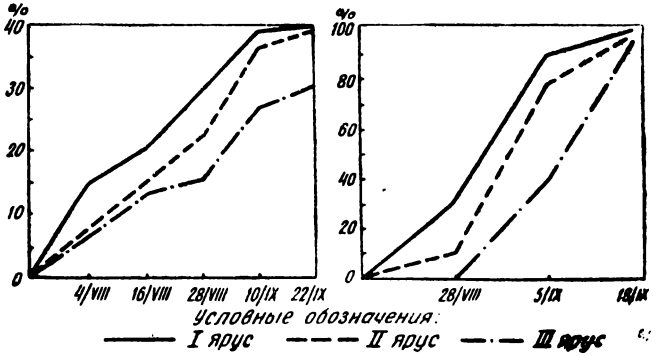


Рис. 2. Динамика накопления сухого вещества семян (в % к сырому весу) и их жизнеспособности (% всхожести). Сорт Йыгева, 1962 г.

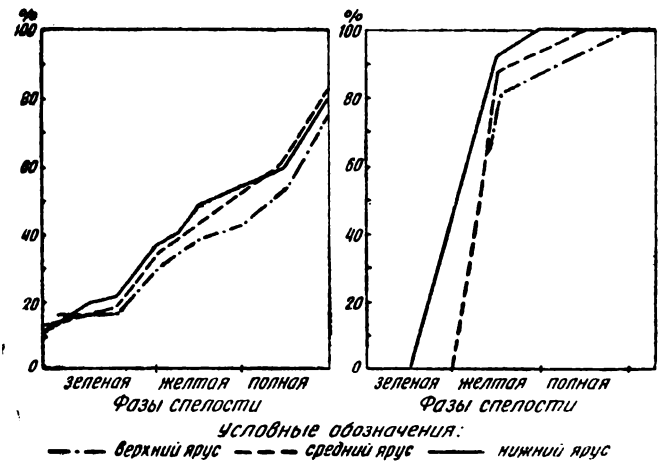


Рис. 3. Динамика накопления сухого вещества семян и их жизнеспособности в соцветиях разных ярусов. Сорт Качалкинский, 1963 г.

жится несколько меньше сухого вещества, чем в семенах среднего яруса. Это явление наблюдалось на всех изучаемых сортах.

В литературе по этому вопросу имеются указания Т. Межвинской и Э. Суйка (1963), что в фазу почернения нижних бобов (то есть начало фазы «полная спелость») семена верхних ярусов приближаются по своим качествам к семенам нижележащих ярусов. Причина такого явления заключается, очевидно, в том, что для семян среднего и верхнего ярусов условия питания в период налива складываются более благоприятно, чем для семян нижнего яруса, так как естественное сбрасывание листьев начинается снизу. Это приводит к тому, что в более поздние фазы спелости приток питательных веществ к кистям нижнего яруса несколько замедляется и, следовательно, созревание семян в этом ярусе задерживается, а в верхних — относительно ускоряется.

Одновременно процесс налива семян определяли по изменению веса семени и соотношению между оболочкой и семядолями. С этой целью через каждые 5 дней, начиная с фазы «зеленая спелость», брали пробы плодов и в них сразу же определяли вес семени и соотношение между оболочкой и семядолями. Выяснилось, что увеличение веса семени происходит до фазы «желтая спелость». С наступлением этой фазы наблюдается резкое падение веса семени за счет потери воды. Это имеет место у всех изучаемых сортов (рис. 4).

Как меняется соотношение между весом семядолей и оболочки, видно из рис. 5. Наименьший вес семядоли имеют в фазу «формирующиеся бобы». С наступлением фазы «зеленая спелость» резко увеличивается вес семядолей. В фазу «желтая и полная спелость» нарастание веса семядолей и уменьшение веса оболочки семени происходит плавно. В фазу полной спелости вес семядолей составляет 87,4% от веса всего семени. Полученные данные в известной мере характеризуют интенсивность и полноту налива семян в процессе созревания. Следовательно, этот показатель может быть использован в практике при определении срока уборки кормовых бобов.

В процессе исследований выяснилось также, что семена в плоде кормовых бобов неравноценны как по своему весу, так и по наступлению фаз спелости. Анализы проводились на четырех сортах, на каждом сорте брали

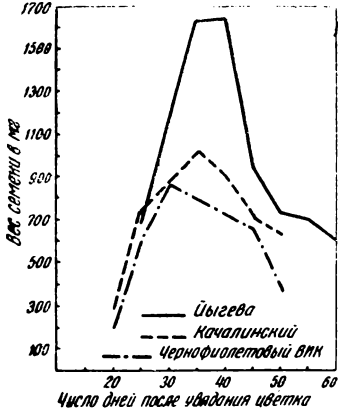


Рис. 4. Изменение веса семени кормовых бобов в процессе созревания.

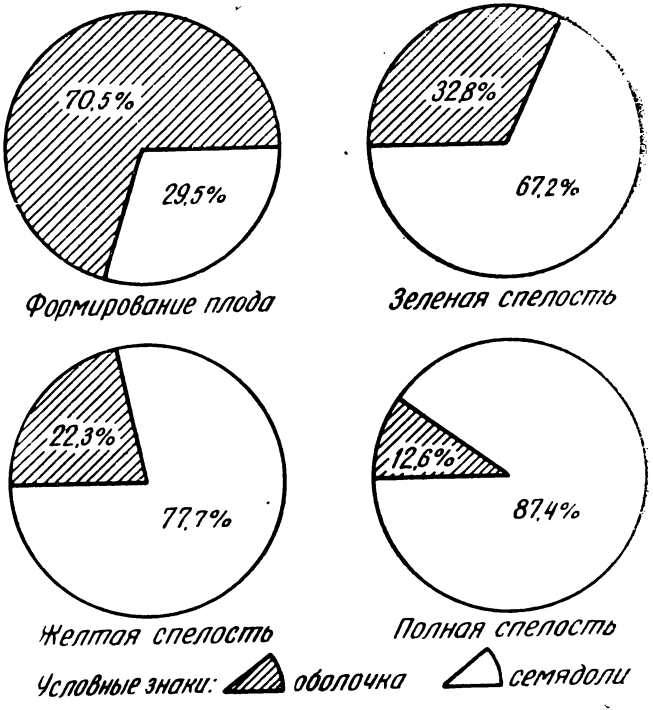


Рис. 5. Соотношение веса семядолей и оболочки семени по фазам спелости.

по 25—50 бобов по фазам спелости. Установлено, что во все сроки взятия проб и на всех ярусах первое семя от плодоножки всегда меньше по весу, чем два средних и верхнее (табл. 13).

Таблица 13

Вес семени в зависимости от положения его в плоде в *мг*

Положение семени (считая от плодоножки)	Сорта			
	ВИК	Херц Фрея	Качалкинский	Йыгева
1	533,6	465,3	618,8	848,3
2	605,8	503,3	705,1	914,5
3	603,9	542,9	736,9	935,1
4	617,4	570,7	665,2	885,6

Это проявляется у всех изучаемых сортов. Причем у крупносеменных сортов (Йыгева, Качалкинский) самый высокий вес имеет среднее (третье) семя, а у мелкосеменных (ВИК, Херц Фрея) — верхнее (четвертое) семя.

Созревание семян в плоде начинается сверху. Более зрелыми, как правило, бывают 4 и 3 семена, то есть те, которые имеют наибольший вес.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Цветение и плодообразование кормовых бобов в сильной степени связано с погодными условиями. Во влажную и прохладную погоду цветок распускается медленнее и цветет дольше, чем в сухую и жаркую. Полнота плодообразования во влажные годы выше, чем в сухие и жаркие.

Вместе с тем плодообразование зависит от положения цветка на растении и в кисти. В нижних и средних кистях образуется значительно больше бобов, чем в верхних. В пределах одного соцветия плоды образуются преимущественно из двух нижних цветков кисти, меньше завязывается плодов из средних цветков и практически не образуются бобы из верхних цветков кисти.

Перекрестное опыление обеспечивает лучшее плодообразование за счет более полного оплодотворения семяпочек. Семена, полученные при перекрестном опылении, дают потомство более урожайное, чем семена от самоопыления, без участия насекомых-опылителей.

2. Продолжительность фаз спелости сильно колеблет-

ся в зависимости от погодных условий. Например, в прохладную и влажную погоду 1962 года фаза «зеленая спелость» продолжалась 30—33 дня, в то время как в жаркое и сухое лето 1963 года продолжительность этой фазы сократилась до 10—15 дней.

3. Семена кормовых бобов становятся жизнеспособными задолго до полной спелости, а именно, начиная с фазы «зеленая спелость».

4. Наиболее устойчивым признаком, характеризующим состояние семян, является содержание абсолютно сухого вещества в них. Установлено, что семена кормовых бобов становятся жизнеспособными при содержании сухого вещества в них около 25% (фаза «зеленая спелость»).

5. Начиная с фазы «желтая спелость», в бобах среднего и верхнего ярусов созревание семян идет несколько быстрее, чем в нижнем ярусе. Поэтому семена различных ярусов на растении имеют ко времени уборки одинаковую спелость. В пределах плода быстрее поспевают семена, расположенные в верхней части (3 и 4 семя, считая от плодоножки), они же имеют и наибольший вес.

6. В процессе формирования и созревания семян меняется соотношение между весом семядолей и оболочки. Особенно резко это происходит в начале периода налива семени (фаза «зеленая спелость»), что связано с интенсивным накоплением сухого вещества в семядолях.

7. Зная продолжительность фаз поспевания бобов, динамику накопления сухого вещества, соотношение веса семядолей и оболочки, а также посевные качества семян при различных условиях погоды, можно заблаговременно устанавливать срок уборки, обеспечивающей максимальный сбор семян высоких посевных качеств.

ЛИТЕРАТУРА

Гжесюк Г., Суйка Э. Изучение физиологии созревающих семян кормовых бобов. В сб. «Кормовые бобы за рубежом». М., Сельхозиздат, 1962.

Гжесюк Г., Межвинская Т., Суйка Э. К физиологии и биологии развития семян кормовых бобов. «Физиология растений», т. 9, вып. 6, 1962.

Ермаков А. И., Арасимович В. В. и др. Методы биохимического исследования растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1952.

Кулешов Н. Н. Пути к высокой всхожести. Огиз, Вост.-Сиб. кр. изд., 1936.

Межвинская Т., Суйка Э. Разнокачественность семян кормовых бобов на растении. «Селекция и семеноводство», 1963, № 5.
Полянская Л. А., Носов А. К., Овчаров К. Е. Значение некоторых витаминов в жизнедеятельности тонковолокнистого хлопчатника. Ашхабад, Изд. АН Туркменской ССР, 1963.
Ридел И. Б., Уорт Д. А. (Джибонс). Условия опыления кормовых бобов. The annals of applied biology. 48, 1, 1960, 121—124.
Скривен У. А., Купер Б. А., Аллен Х. Опыление кормовых бобов. Outlook of agriculture. 3, 2, 1961, 69—75.
Филимонов М. А. Ускоренный метод проращивания семян кормовых бобов. «Селекция и семеноводство», 1962, № 2.

В. В. СТАРИКОВА

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭСПАРЦЕТА ПЕСЧАНОГО

(Ульяновский педагогический институт)

Семенная продуктивность растения является важным показателем жизненности того или иного вида в фитоценозе. И изучение фитоценозов невозможно без изучения биологии отдельных его компонентов, особенно их семенной продуктивности и ее изменения под влиянием тех или иных природных факторов. Вместе с тем выяснение влияния внешних условий и влияния человека (внесение удобрений, выпас скота, сенокошение) на семенную продуктивность растений в естественных травостоях имеет и практическое значение.

Семенная продуктивность эспарцета песчаного изучалась в Центрально-Черноземном заповеднике в Стрелецкой степи под Курском в течение четырех вегетационных сезонов с 1960 по 1963 год. Методика этих исследований уже опубликована (Старикова, 1963).

Все четыре года наблюдений значительно отличаются по погодным условиям. Весна 1960 года была очень сухой, в апреле выпало очень мало осадков (12,8 *мм*) [1], а майские осадки, хотя их количество (42,4 *мм*) близко к средней многолетней (55 *мм*), выпадали неравномерно, больше всего с 1 по 4 мая. Осенние осадки 1959 года были небольшими. Поэтому весенний запас влаги в почве в двухметровом слое был значительно меньше, чем в 1959 году. Таким образом, 1960 год в начале вегетацион-

[1] Данные о количестве осадков и температуре воздуха взяты из летописи природы заповедника.

ного сезона был засушливым, что отразилось на развитии растений.

1961 год резко выделялся из четырех лет наблюдений по своим погодным условиям. Среднегодовая температура равнялась +6,3°, то есть на 1,5° выше средней многолетней. Общее количество осадков составило 559,4 *мм*, что на 49,4 *мм* больше средней многолетней, но несколько ниже, чем в 1960 году (646,1 *мм*). Но на развитие растений оказывает влияние не столько общее годовое количество осадков, сколько их распределение по сезонам: благоприятствуют хорошему развитию растений и их урожайности летне-осенние осадки предшествующего года и весенние осадки текущего года (Афанасьева, 1962). И распределение осадков в 1961 году было таким, что благоприятствовало пышному развитию растений. Осень 1961 года была сухой, что отразилось на развитии растений в 1962 году.

В 1962 году осадков выпало меньше, чем в предшествующие годы (469,5 *мм*). Запас влаги весной в почве был гораздо меньше, чем в 1961 году. В целом погода весенних месяцев — апреля и мая — не способствовала хорошему развитию растительного покрова. Июнь и июль были немного прохладнее, чем в предшествующие годы, в то же время выпадали небольшие дожди. Все это отрицательно повлияло на цветение растений и лёт насекомых-опылителей. Осень этого года была сухой.

Весной 1963 года за апрель и май выпало очень мало осадков, особенно сухим был май (14,1 *мм*). Только благодаря осадкам, выпавшим в первой половине июня, травостой в степи поднялся, и растения могли более или менее нормально вегетировать. В целом вегетационный сезон 1963 года был очень сухим.

Различные погодные условия оказывают большое влияние на активность насекомых-опылителей, от деятельности которых в большой степени зависит семенная продуктивность многих растений, в частности и эспарцета песчаного, у которого самоопыления не происходит. Основными опылителями его являются домашние пчелы, но довольно часто цветки эспарцета посещают и одиночные пчелы, шмели и бабочки (Оловянникова, 1949).

Семенная продуктивность эспарцета песчаного изучалась на косимом и некосимом участках Стрелецкой степи в 19-м и 17-м кварталах. Участок 1, который рас-

положен в 19-м квартале, находится в плакорной части водораздела между урочищами «Дуброшина» и «Дедов Веселый». На косимой степи этого участка преобладает прямокострово-типчаково-разнотравная ассоциация (Голубева, 1962). Здесь доминируют злаки Bromus riparius, Festuca sulcata, Poa angustifolia, Stipa pennata, из бобовых преобладают Trifolium montanum, T. repens, Onobrychis arenaria. Некосимая степь этого участка характеризуется большим развитием ковылей Stipa pennata, S. stenophylla и Bromus inermis (Афанасьева, Голубев, 1962). Бобовые представлены Trifolium montanum, T. alpestre, Vicia tenuifolia. Здесь преобладают ковыльно-мятликово-костровые ассоциации.

Участок 2 в 17-м квартале расположен недалеко от хутора «Мясокомбинат». На косимой степи здесь господствует прямокострово-разнотравно-вейниковая и безостокострового ассоциации (Голубева, 1963). На некосимой степи этого участка преобладают ковыли, вейник наземный и другие виды. Таким образом, все участки различаются фитоценотическими условиями.

Сильно изменяются как экологические, так и фитоценотические условия под влиянием режима полной заповедности степи. Меняются количественные соотношения видов растений (Афанасьева, Голубев, 1962), о чем было сказано выше. На некосимой степи не наблюдается яркой смены аспектов, что очень характерно для косимых участков.

Под влиянием режима заповедности степи накапливается большое количество мертвых остатков (Семенова-Тян-Шаньская, 1960). Они меняют тепловой режим верхних слоев почвы, которые гораздо медленнее прогреваются весной и получают меньше тепла в течение вегетационного сезона. Мертвые растительные остатки уменьшают поверхностное испарение. Это приводит к замедлению развития растений на некосимой степи. Многие виды растений характеризуются слабым цветением и размножаются большей частью вегетативно.

Эспарцет песчаный встречается на всех участках Стрелецкой степи. На косимой степи, как уже отмечалось, он преобладает среди бобовых. На некоторых участках косимой степи он в разгар цветения создает аспект. О количестве генеративных стеблей на единице площади (5 $м^2$) говорят данные табл. 1. Как видно из

цифр, значительная разница в количестве генеративных стеблей наблюдается между косимой и некосимой степями. Колебания по годам почти на всех участках небольшие. На незначительные колебания по годам в численности всех возрастных групп в популяции эспарцета указывает и И. В. Голубева (1963). Вероятно, это связано с особенностями строения подземных органов эспарцета. Его мощная корневая система уходит в глубину до 2,5 *м*, то есть до тех слоев почвы, где всегда есть влага. Поэтому большого недостатка в воде эспарцет не испытывает, но это еще не значит, что внешние условия не оказывают влияния на различные жизненные процессы эспарцета. Так, семенная продуктивность его зависит от целого ряда факторов: метеорологических условий, обилия насекомых-опылителей, насекомых-вредителей и др.

В травостое степи эспарцет находится во втором ярусе, высокое положение соцветий делает их более заметными для насекомых. Это особенно важно на некосимой степи, где очень густой и сомкнутый травостой. Эспарцет песчаный имеет очень растянутый период цветения и плодоношения. В условиях Стрелецкой степи он зацветает в конце мая, массовое его цветение проходит в середине июня, заканчивает цвести в первых числах августа. Отдельная кисть цветет 6—10 дней, а цветок — 7—15 часов (Оловянникова, 1949). Плоды начинают созревать в первой половине июля. Семенная продуктивность эспарцета находится в большой зависимости от численности насекомых-опылителей (Климов, 1952).

При изучении семенной продуктивности эспарцета выделялись следующие ее элементы:

1) потенциальная продуктивность (в дальнейшем изложении П. п.), под которой понимаем общее количество цветков;

2) количество завязавшихся плодов и их процент к общему количеству цветков (% плодоцветения);

3) реальная продуктивность (Р. п.), под которой понимаем количество созревших морфологически полноценных плодов.

Все три показателя выявлялись для соцветия и генеративного стебля;

4) урожай семян — количество семян, продуцируемых растением на единицу площади.

Такой аналитический подход к изучению семенной

Таблица 1

Средние показатели семенной продуктивности и урожая семян эспарцета песчаного

Показатели семенной продуктивности	1960 г.		1961 г.				1962 г.				1963 г.			
	Участок 1		Участок 1		Участок 2		Участок 1		Участок 2		Участок 1		Участок 2	
	косимая	некосимая	косимая	некосимая	косимая	некосимая	косимая	некосимая	косимая	некосимая	косимая	некосимая	косимая	некосимая
П. п. генеративного стебля	355,5	166,6	300,6	276,8	515,2	459,8	276,0	242,8	401,6	421,9	294,8	136,7	—	250,9
Количество завязавшихся плодов на генеративном стебле	—	—	155,4	115,9	237,5	116,2	94,0	73,5	164,5	126,8	42,9	34,5	—	68,7
Процент плодоцветения . . .	—	—	50,7	41,2	46,0	25,0	34,0	30,2	40,9	30,6	14,5	25,0	—	27,3
Процент неполноценных плодов	—	—	2,6	3,4	3,8	—	13,2	12,2	18,6	13,6	11,6	13,0	—	5,2
Р. п. генеративного стебля .	51,2	27,3	103,0	79,2	172,1	79,0	64,3	35,6	103,5	41,7	26,9	18,8	—	39,6
Р. п. относительно П. п. в процентах . . .	14,0	16,0	35,0	29,0	34,0	17,0	23,3	14,6	25,7	8,6	9,1	13,0	—	15,7
Количество генеративных стеблей на единице площади (5 *кв. м*)	15,2	2,7	22,5	4,3	13,8	14,5	24,0	3,7	15,5	4,9	21,2	4,3	—	8,8
Урожай семян на 5 *кв. м*	765,0	81,0	2317,5	343,6	2381,9	1145,5	1556,8	131,9	1603,6	204,5	570,9	81,0	—	348,7

продуктивности эспарцета дает возможность представить реальную плодовитость растения (Левина, 1950). С другой стороны, важно знать, все ли элементы семенной продуктивности одинаково изменчивы и какие факторы оказывают большее влияние на них.

Данные по семенной продуктивности эспарцета песчаного и урожаю его семян в различные вегетационные

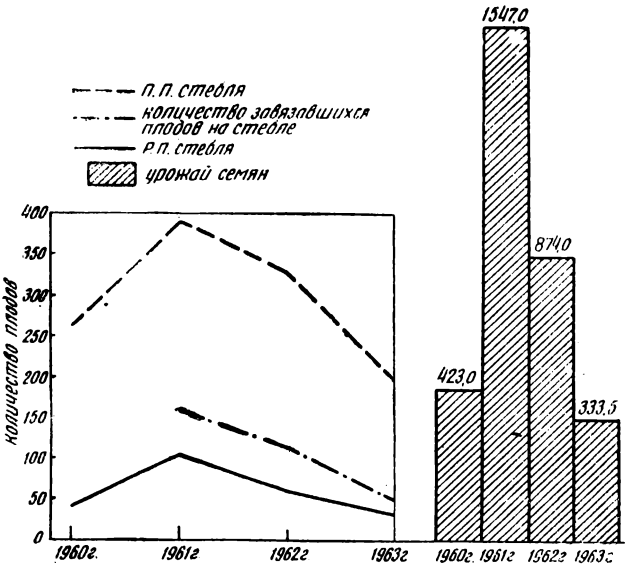


Рис. 1. Влияние погодных условий на элементы семенной продуктивности и урожай семян эспарцета.

сезоны представлены в табл. 1 и 2 и на рис. 1, 2 и 3. За 1960 год имеются данные только по потенциальной и реальной продуктивности и урожаю семян, которые были получены на основании учета массовых сборов, так как наблюдения над модельными особями не проводились. В 1960 году также не учитывались П. п., Р. п. и количество завязавшихся плодов на соцветиях с различных веточек генеративного стебля. Такой дифференцированный учет проводился в последующие вегетационные сезоны, и он вполне оправдан. Все показатели семенной продуктивности выше в соцветиях с главного цветоноса и ниже в соцветиях с боковых веточек. Например, П. п. соцве-

тия на косимой степи в 1961 году на главном цветоносе была 61,2, на боковых веточках 1-го порядка — 46,3, на боковых веточках 2-го порядка — 31,3. Это, конечно, объясняется наиболее благоприятными условиями питания соцветий главного цветоноса на растении.

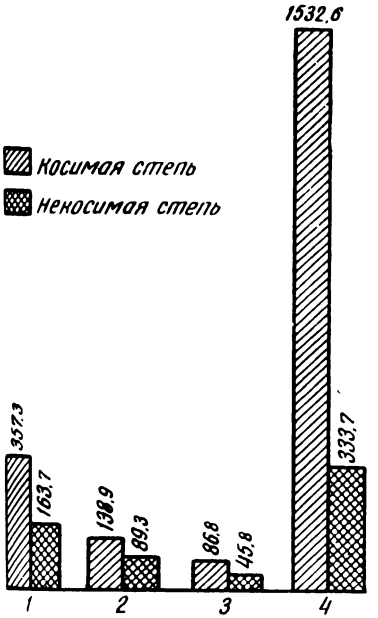


Рис. 2. Влияние режима степи на элементы семенной продуктивности и урожай семян эспарцета:

1 — П.п.. стебля; *2* — количество завязавшихся плодов на стебле; *3* — Р п. стебля; *4* — урожай семян.

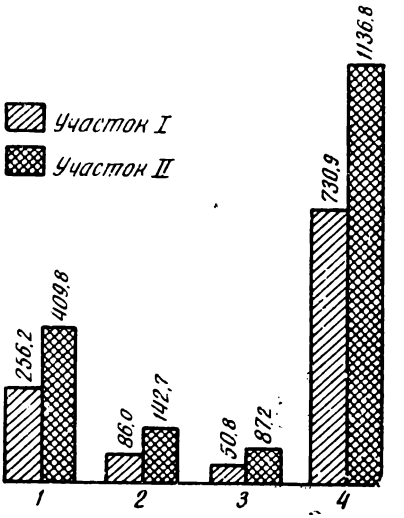


Рис. 3. Влияние фитоценотических условий на элементы семенной продуктивности и урожай семян эспарцета:

1 — П.п. стебля; *2* — количество завязавшихся плодов на стебле; *3* — Р. п. стебля; *4* — урожай семян.

В табл. 2 даны средние показатели элементов семенной продуктивности, полученные на основании данных табл. 1. В первом разделе таблицы («Погодные условия») представлены средние показатели для растений на всех участках в соответствующие годы. Таким образом, в цифрах отражено влияние только погодных условий независимо от фитоценотических и режима степи. Во втором разделе («Фитоценотические условия») в

Таблица 2

Влияние различных факторов на семенную продуктивность и урожай семян эспарцета

Внешние факторы		Элементы семенной продуктивности					
		П. п. стебля	Количество завязавшихся плодов на стебле	% плодоцветения	Р. п. стебля	Р. п. относительно П. п. в %	Урожай семян
1	2	3	4	5	6	7	8
Погодные условия	1960 г.	261,1	—	—	39,3	15,0	423,0
	1961 г.	388,1	156,2	40,8	110,8	28,7	1547,1
	1962 г.	335,7	114,7	33,9	61,2	18,1	874,2
	1963 г.	227,4	48,7	22,2	28,4	12,6	333,5
Фитоценотические условия	Участок 1	256,2	86,0	32,6	50,8	19,2	730,9
	Участок 2	409,8	142,7	33,9	87,2	20,2	1136,8
Режим степи	Косимая	357,3	138,9	37,2	86,8	23,5	1532,6
	Некосимая	163,7	89,3	29,8	45,8	16,2	333,7

каждой графе даны средние показатели за три года наблюдений для растений 1 и 2-го участков, то есть здесь исключено влияние погодных условий и режима степи. И в третьем разделе («Режим степи») даны средние показатели за все годы наблюдений для растений косимой и некосимой степи. Здесь исключено влияние погодных и фитоценотических условий.

На основании данных этой таблицы составлены графики, которые показывают влияние погодных условий, фитоценотических и режима сенокошения на элементы семенной продуктивности.

Из табл. 2 видно, что во всех случаях количество завязавшихся плодов на стебле намного меньше (в 2—3 раза) его потенциальной продуктивности. Такое соотношение объясняется, по-видимому, следующими причинами:

1. Процент завязавшихся плодов эспарцета находится в большой зависимости от численности опылителей (Климов, 1952; Сусаров, 1945).

2. Большое количество цветков и бутонов опадает из-за недостатка питательных веществ и влаги.

3. Часть цветков и бутонов повреждается насекомыми-вредителями.

4. Также высказывается мнение (Минина, 1954), что процент плодоцветения зависит от физиологической полноценности цветков. Неблагоприятные условия в период формирования цветков способствуют образованию физиологически неполноценных цветков, что ограничивает процесс оплодотворения.

Реальная продуктивность также значительно ниже по сравнению с количеством завязавшихся плодов и особенно по сравнению с потенциальной продуктивностью. Снижение это происходит и за счет невысокого процента плодоцветения, а также из-за опадения многих плодов в фазе их неполной зрелости. Кроме того, внешне зрелые и полноценные плоды оказываются частично пустыми или поврежденными. Зрелые поврежденные плоды бывают двух категорий: 1) плоды, у которых повреждения хорошо заметны; такие плоды сразу же учитываются при непосредственном наблюдении за модельными особями; 2) плоды, у которых наружные повреждения не видны, но при разрыве околоплодника такого плода под ним обнаруживается вместо семени личинка вредителя.

Такого рода повреждения встречаются часто, вызываются они эспарцетовым семеедом — эвритомой. На широкое распространение этого вредителя в Курской области указывается в литературе (Ряховский, 1953). Учет поврежденных и пустых плодов показал, что процент их довольно высок и колеблется от 3 до 18%.

Такая закономерность — резкое уменьшение количества завязавшихся плодов и реальной продуктивности — наблюдалась в течение всех четырех вегетационных сезонов независимо от того, был ли год благоприятным по своим погодным условиям или нет. Очевидно, растение обладает какой-то предельной возможностью формирования плодов. Цифры граф 5 и 7 табл. 2 хотя и колеблются в каких-то пределах, но не достигают даже 50% от П. п., и это подтверждает положение о том, что репродуктивная способность генеративного стебля имеет свой биологический предел.

При сравнении данных по годам бросаются в глаза значительно более высокие показатели в 1961 году. Это объясняется благоприятными условиями весны этого года и осени предыдущего. К началу вегетации запас воды в почве был очень большой. А от обеспеченности почвы влагой во время цветения зависит общая фертильность растения, она повышается с повышением влажности почвы (Мартынов, 1952). А от общей фертильности зависит и семенная продуктивность эспарцета.

Теплая погода мая и значительное количество влаги способствовали бурному развитию растений в 1961 году. Общее хорошее состояние растений, конечно, не могло не сказаться на их семенной продуктивности. Условия же последующих лет резко ухудшились, что привело к резкому снижению всех показателей семенной продуктивности эспарцета. Причем интересно отметить, что погодные условия 1960 и 1963 годов были сходными, и семенная продуктивность и урожай семян эспарцета в эти годы были почти одинаковыми. Например, урожай семян на некосимой степи участка 1 в эти годы был одинаков — 81 семя на 5 $м^2$.

Интересны показатели для растений на косимой и некосимой степях. Семенная продуктивность эспарцета на некосимой степи значительно ниже. Режим сенокошения благоприятно влияет на семенную продуктивность и урожай семян эспарцета. Более низкие показатели на неко-

симой степи объясняются иными, менее благоприятными условиями развития здесь: 1) из-за накопления большого количества мертвых растительных остатков изменяется тепловой режим почв, они хуже прогреваются; из-за более низкой температуры почвы на некосимом участке идет хуже поглощение влаги корнями, развитие растений замедляется, цветение их происходит позднее, чем на косимой степи; 2) в июле — августе, когда идет интенсивное созревание плодов, на некосимой степи в почве общий запас влаги несколько меньше, чем на косимой, что отражается на семенной продуктивности.

Такая закономерность — снижение показателей семенной продуктивности на некосимой степи — наблюдается на участках 1 и 2, причем семенная продуктивность эспарцета на участке 2 несколько выше. Зависит это, вероятно, от иных фитоценотических условий произрастания здесь, о чем уже упоминалось.

Также интересно отметить, что все элементы семенной продуктивности одинаково изменчивы. Казалось бы, что потенциальная продуктивность должна быть более или менее постоянным признаком, другие показатели более подвержены влиянию внешних условий. Но потенциальная продуктивность также значительно колеблется по годам. Заложение цветков в соцветии зависит от биологических особенностей растений, от физиологических процессов, протекающих в тканях, которые в свою очередь определяются погодными условиями (Минина, 1954). Количество завязавшихся плодов, реальная продуктивность также зависят от внешних условий, но в большей степени от биогенных факторов — численности насекомых-опылителей и насекомых-вредителей, количество которых в свою очередь зависит от погодных условий.

Урожай семян эспарцета сильно колеблется по годам. Режим степи и фитоценотические условия влияют не меньше, чем погодные условия. Урожай его зависит и от семенной продуктивности, и от обилия генеративных стеблей на единице площади.

С вопросом о семенной продуктивности тесно связан вопрос о семенной репродуктивности, под которой понимают количество особей, способных развиться из семян данного растения (Работнов, 1950). Определяется она количеством жизнеспособных семян, продуцируемых ра-

стением. Жизнеспособность семян выявляется различными способами, они описаны в литературе (Гуревич, 1937; Исаченко и Предтеченская, 1936; Филимонов, 1951). Мы пользовались следующей методикой: семена эспарцета отделяли от околоплодника, препаровальной иглой нарушалась семенная кожура их; скарифицированные семена помещались в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостат при температуре 25—30°. Большинство семян быстро, в течение 7—10 дней, прорастало. Для проращивания бралось по 6—8 проб из 100 семян с косимого и некосимого участков. Результаты даны в табл. 3.

Таблица 3

Жизнеспособность семян эспарцета в процентах

Год наблюдений	Участок 1		Участок 2	
	косимая степь	некосимая степь	косимая степь	некосимая степь
1961	95,3	93,5	—	—
1962	96,7	98,0	96,0	91,5
1963	97,2	99,0	—	98,2

В 1960 году определение жизнеспособности семян не проводилось. Как видно из таблицы, жизнеспособность семян эспарцета очень высокая, колеблется она в пределах от 91 до 99%. Колебания в количестве жизнеспособных семян в различные годы созревания и на косимой и некосимой степи незначительные. Таким образом, семенная репродуктивность эспарцета несколько ниже его реальной продуктивности. И это количество жизнеспособных семян является только лишь потенциальной семенной репродуктивностью, в действительности в природе только какой-то процент из этих семян прорастает.

Выводы

1. Семенная продуктивность и урожай семян эспарцета резко изменяются по годам в зависимости от погодных условий.

2. Режим степи оказывает влияние на продуктивность и урожай семян эспарцета; сенокошение благоприятно влияет на них.

3. Семенная продуктивность эспарцета находится в

зависимости от фитоценотических условий произрастания.

4. Количество завязавшихся плодов и реальная продуктивность эспарцета значительно ниже его потенциальной продуктивности.

5. Жизнеспособность семян не зависит от условий произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Е. А. и Голубев В. Н. Почвенно-ботанический очерк Стрелецкой степи. Курск, 1962.

Голубева И. В. Возрастной состав и динамика численности популяции клевера горного и эспарцета песчаного в разных условиях луговой степи. Тр. Центрально-Черноземного заповедника, вып. 8, 1963.

Голубева И. В. Некоторые данные о запасе живых семян в почвах под лугово-степной растительностью. Бюлл. МОИП, отд. биологии, вып. 5, 1962.

Гуревич А. А. Новый метод определения всхожести семян. Сельхозгиз, 1937.

Исаченко Б. Л. и Предтеченская. Применение окрашивания семян как метод определения их жизнеспособности. «Экспериментальная ботаника», 1936, № 2.

Климов Л. И. Влияние пчелоопыления на урожай семян эспарцета. «Селекция и семеноводство», 1952, № 12.

Климов Л. И. Некоторые агротехнические приемы возделывания эспарцета песчаного в Пензенской области. Автореф. дисс. Воронеж, 1963.

Левина Р. Е. К изучению семенной продуктивности дикорастущих кормовых трав. Уч. зап. Ульяновск. педагогич. ин-та, вып. 3, 1950.

Летопись природы Курского Центрально-Черноземного заповедника за 1960, 1961, 1962, 1963 гг.

Мартынов И. А. К вопросу семенной продуктивности эспарцета. Тр. ин-та генетики и селекции АН УССР, т. 2, 1952.

Минина Е. Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба. Тр. ин-та леса, т. 17, 1954.

Оловянникова И. Н. Экология и ритм цветения растений Стрелецкой степи. (Рукопись, 1949).

Нелюбов Д. Н. О способах определения всхожести семян помимо проращивания. «Записки по семеноведению», т. 4, вып. 3, 1925.

Понятовская В. М. Изучение семенного размножения и возобновления в травянистых и полукустарниковых растительных сообществах. Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением. М., 1952.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, вып. 6, 1950.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. «Полевая геоботаника», 1960, т. II.

Ряховский В. В. Главнейшие вредители семенных посевов эспарцета. Киев, Изд. АН УССР, 1953.

Семенова-Тян-Шаньская А. М., Никольская Н. И. Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центрально-Черноземного заповедника, вып. 6, 1960.

Семенова-Тян-Шаньская А. М. Взаимоотношение между зеленой массой и мертвыми растительными остатками в луговых и степных сообществах. Журн. «Общая биология», т. 21, 1960, № 2.

Сусаров А. С. Эспарцет песчаный. Сб. науч.-исслед. работ, выполн. за период Отечественной войны, 1945, № 1.

Старикова В. В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета. «Ботанический журнал», 1960, № 5.

Филимонов М. А. Простой и быстрый способ определения всхожести семян бобовых трав. «Кормовая база», 1951, № 2.

В. И. ХЕЙН

О ПРОДУКЦИИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ В ЭСТОНСКОЙ ССР

(Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР)

Все расширяющееся использование лугов требует всестороннего исследования их. Важное место в этой работе занимает вопрос о семенном возобновлении растений. Основой успешного семенного возобновления того или другого вида растений является его семенная продукция, которая у разных видов неодинакова. Сильно варьирует семенная продукция как по местам произрастания, так и по годам (Söyrinki, 1938; Salisbury, 1942; Работнов, 1950; Зеленчук, 1961, и др.).

Наши полевые работы по определению семенной продукции луговых растений проведены в 1962 и 1963 годах в Западной Эстонии на суходольном лесолугу Лаэлату. Названный луг богат видовым составом и по классификации лугов и пастбищ Эстонии (Toomre, Liliemaa, Talts, Laasimer, 1957) относится к типу холмистых суходольных лугов. В данном месте распространены главным образом дерново-карбонатные почвы. На лугу доминирует ассоциация *Filipendula hexapetala — Sesleria coerulea,* в которой обильно встречаются следующие виды: сеслерия голубая *, овсяница тростниковая, овсец луговой, осока

* Русские названия растений даются по «Флоре СССР».

Таблица 1

Продукция семян луговых растений 1962 года

Название растения	n	x	S^2	$\pm S$	$\pm m_x$	$CV\%$	$\lim_x$	$\lim_p$	$x \pm m_x \cdot t_p$	N_p	% поврежденных семян
1. Carex flacca — осока разноцветная	97	75,7	2499,89	49,99	0,58	67	14 ÷ 262	0 ÷ 176	75,7 ± 10,2	180	—
2. Carex ornithopoda — осока лапчатая	90	4,8	4,90	2,21	0,23	50	1 ÷ 11	0 ÷ 9	4,8 ± 0,5	100	—
3. Carex tomentosa — осока шерстистая	97	31,2	276,30	16,62	1,69	53	1 ÷ 67	2 ÷ 65	31,2 ± 1,1	112	—
4. [1] Centaurea jacea — василек луговой	94	31,1	482,33	21,96	2,26	70	0 ÷ 96	0 ÷ 75	31,1 ± 4,5	196	1
5. [1] Festuca arundinacea — овсяница тростниковая	30	61,1	1005,10	31,70	5,78	52	6 ÷ 145	0 ÷ 124	61,1 ± 11,6	108	4
6. F. ovina — овсяница овечья	80	8,6	31,90	5,67	0,63	66	3 ÷ 29	0 ÷ 20	8,6 ± 1,3	175	—
7. Filipendula hexapetala — лабазник шестилепестный	97	176,1	72944,93	270,08	27,56	153	0 ÷ 660	0 ÷ 716	176,1 ± 55,1	937	25
8. [1] Geum rivale — гравилат речной	45	59,4	843,68	29,05	4,33	49	4 ÷ 111	1 ÷ 117	59,4 ± 8,7	96	1
9. Helianthemum nummularium — солнцецвет монетолистный	25	35,1	780,86	27,94	5,59	76	0 ÷ 116	0 ÷ 93	35,1 ± 12,9	231	—
10. Helictorichon pratense — овсец луговой	100	24,0	77,70	8,81	0,88	37	6 ÷ 59	6 ÷ 42	24,0 ± 1,8	55	—
11. [1] Lathyrus pratensis — чина луговая	40	5,3	15,13	3,89	0,61	73	0 ÷ 19	0 ÷ 13	5,3 ± 1,2	214	20
12. [1] Lathyrus vernus — чина весенняя	50	60,0	22,77	4,77	0,67	80	1 ÷ 21	0 ÷ 16	6,0 ± 1,4	256	73
13. Leontodon hispidus — кульбаба щетинистая	70	50,5	318,63	17,85	2,13	35	11 ÷ 97	14 ÷ 86	50,5 ± 4,3	49	35
14. Linum catharticum — лен слабительный	100	36,0	650,00	25,50	2,55	71	10 ÷ 140	0 ÷ 87	36,0 ± 5,1	202	—
15. [1] Melampyrum nemorosum — марьянник дубравный	35	103,7	105879,02	325,39	54,96	189	23 ÷ 409	11 ÷ 197	103,7 ± 92,9	1437	5
16. Plantago lanceolata — подорожник ланцетолистный	100	9,0	63,52	7,97	0,80	88	0 ÷ 36	0 ÷ 25	9,0 ± 1,6	310	—
17. Petentilla erecta — лапчатка прямостоящая	39	12,3	59,50	7,71	1,34	63	2 ÷ 31	0 ÷ 28	12,3 ± 2,7	159	—
18. Primula farinosa — первоцвет мучнистый	99	172,8	99094,34	197,72	19,87	114	0 ÷ 1300	0 ÷ 568	172,8 ± 39,7	520	30
19. Primula veris — первоцвет весенний	100	40,6	2136,97	46,23	4,62	114	0 ÷ 188	0 ÷ 133	40,6 ± 9,2	520	52
20. Prunella vulgaris — черноголовка обыкновенная	50	55,7	388,91	19,73	2,79	28	18 ÷ 105	16 ÷ 96	55,7 ± 5,6	31	—
21. Scorzonera humilis — козелец низкий	55	2,5	27,72	5,26	0,71	210	0 ÷ 23	0 ÷ 13	2,5 ± 1,4	1761	94
22. Sesleria coerulea — сеслерия голубая	50	25,8	110,93	10,54	1,49	41	0 ÷ 48	4 ÷ 47	25,8 ± 3,0	68	—
23. [1] Trifolium pratense — клевер луговой	72	25,0	158,65	12,59	1,53	52	21 ÷ 42	0 ÷ 67	25,0 ± 3,1	108	25
24. Trollius europaeus — купальница европейская	11	33,0	693,80	26,34	8,31	80	0 ÷ 76	0 ÷ 92	33,0 ± 18,5	254	36

n — количество наблюдений (число учтенных генеративных побегов).
x — арифметическое среднее.
S^2 — дисперсия.
$\pm S$ — среднее квадратическое отклонение.
m — ошибка среднего.
$CV\%$ — коэффициент вариации.

$\lim_x$ — лимиты (x min. → x max. _____размах).
$\lim_p (\bar{x} \pm S \cdot t_p)$ — границы достоверности одиночного наблюдения.
$x \pm m_x \cdot t_p$ — границы достоверности среднего.
N_p — достаточное количество наблюдений.
t_p — критерий ошибки достоверности (из таблицы Стьюдента).
p — процент достоверности.

[1] Данные 1963 года.

Процент поврежденных семян вычислен из общего количества учтенных семян (у первоцвета мучнистого — процент поврежденных плодов).

шерстистая, осока лапчатая, люцерна хмелевидная, клевер горный, клевер луговой, лабазник шестилепестный, марьянник дубравный и др. На более низких местах особенно обильно встречается козелец низкий. Много и лесных видов: ветреница белая, печеночница обыкновенная, ландыш майский, чина весенняя и др. Из деревьев и кустарников встречаются дуб, ясень, береза бородавчатая, лещина, ольха белая и др.

На лугу отмерялись транссекты шириной 1 *м*. Длина транссекта была для каждого вида разная. Это зависело от обилия генеративных побегов соответствующего вида на данном месте. На транссекте требовалось наличие 100 генеративных побегов изучаемого вида. У злаков, осок и некоторых разнотравных видов (кульбаба щетинистая, козелец низкий, подорожник ланцетолистный, купальница европейская и др.) определить семенную продуктивность было нетрудно. Но у видов с многочисленными плодами (чина весенняя, солнцецвет монетолистный, лапчатка прямостоящая) пришлось ограничиться для учета меньшим числом особей.

Продукция семян определялась раздельно для каждого индивида или генеративного побега растений. У многих видов часть семян была повреждена вредителями (насекомыми) или болезнями. В таком случае пересчитывались раздельно неповрежденные и поврежденные семена. На основе полученных данных были проведены статистические вычисления (арифметическое среднее, его ошибка, стандартное отклонение, также вычислялись границы арифметического среднего и т. д.). При этом учитывались только неповрежденные семена.

У некоторых обильно встречающихся и доминирующих видов семенная продуктивность определялась и в вариантах опыта с удобрениями на данном лугу.

В нашей работе рассматриваются виды, обильно встречающиеся на суходольных лугах Западной Эстонии и являющиеся характерными для них.

У изученных видов была вычислена средняя продукция семян на одну генеративную особь (побег). Сравнение среднего числа семян некоторых видов, произрастающих на Лаэлату и в других местообитаниях, показало, что, например, у черноголовки обыкновенной средняя продукция семян на лугу Лаэлату колебалась в пределах 50— 60, а в Финляндии — 600—1000 (Eklund, 1928).

У гравилата речного на Лаэлату установили в среднем 60, в пойме р. Казари — 164 (1960 г.), на лугах Львовской области — 90—120 семян (Зеленчук, 1961).

Интересно отметить, что средняя продукция семян у обладающего широкой экологической амплитудой вида сеслерии голубой как на суходольных, так и на пойменных лугах остается более или менее одинаковой (соответственно 25—30 и 30—35 семян на один генеративный побег).

Наивысшей продукцией семян (более 100) отличались лабазник шестилепестный, первоцвет мучнистый, марьянник дубравный. Однако в вариации числа семян отдельных особей указанных видов наблюдалось наибольшее колебание. Коэффициент вариации у марьянника дубравного составлял до 189%. Определение семенной продукции у данного вида связано с трудностями, так как семена у него созревают не одновременно, а в течение длительного периода. На суходольном лугу Лаэлату в 1963 году с начала июля до конца августа еженедельно определяли семенную продукцию. Учет семян производился у 35 генеративных особей, причем все плодоносящие особи были отмечены на плане. Установили, что у некоторых экземпляров число семян превышало 400 (409); а у других оно оставалось в пределах 20.

Число экземпляров вида, необходимое для исследования его семенной продуктивности, должно быть пропорционально числу вариаций этого показателя в наблюдениях.

На уровне значимости в 5% мы определили необходимое для установления семенной продукции число экземпляров (у марьянника дубравного — 1437; у лабазника шестилепестного — 937, у первоцвета мучнистого — 520, у козельца низкого — даже 1761). Так как подсчет семян у отдельных экземпляров при наличии столь высоких показателей крайне затруднителен, то можно ограничиться весовым определением количества семян (особенно при стационарных наблюдениях).

У большинства из рассматриваемых видов средняя продукция семян оставалась в пределах 10—100 (овсец луговой, сеслерия голубая, осока разноцветная, осока шерстистая, солнцецвет монетолистный, лапчатка прямостоящая, черноголовка обыкновенная, купальница европейская, первоцвет весенний). Однако среди них также

имеются виды с довольно значительной вариацией числа семян. Например, коэффициент вариации у первоцвета весенного составлял 111%, у солнцецвета монетолистного — 76%, у лапчатки прямостоящей — 63% и т. д. Соответственно этому необходимое для наблюдений число растений является довольно высоким (у первоцвета весеннего — 520, солнцецвета монетолистного — 231, осоки разноцветной — 180, осоки шерстистой — 112 и т. д.). К этой же группе относятся растения с относительно небольшой вариацией числа семян, как овсец луговой, кульбаба щетинистая, гравилат речной, сеслерия голубая и др. Коэффициент вариации у всех них ниже 50%, а необходимое для подсчета семян число экземпляров колеблется от 50—100.

Только незначительное число видов отличалось семенной продукцией в среднем ниже 10 семян на 1 генеративный побег (чина луговая, чина весенняя, осока шерстистая, козелец низкий и др.). С другой стороны, коэффициент вариации числа семян у таких растений довольно высокий и доходит, например, у козельца низкого до 210%. Размах наблюдений у этого вида составлял 0—23. Коэффициент вариации оказался высоким ввиду сильного повреждения семян насекомыми.

Применяя критерий Стьюдента, вычислили границы достоверности одиночных наблюдений и арифметического среднего на уровне значимости 5% (табл. 1, рис. 1). Границы арифметического среднего оказались широкими у марьянника дубравного (11—196), купальницы европейской (15—51), солнцецвета монетолистного (22—48), лабазника шестилепестного (121—231) и др. При увеличении числа наблюдений допустимое колебание среднего уменьшается. Значительные различия между действительными границами наблюдений ($\lim_x$) и границами достоверности ($\lim_p$) наблюдались у льна слабительного, подорожника ланцетолистного, первоцвета мучнистого, первоцвета весеннего и др. Среди изученных особей этих видов встречались экземпляры, отличающиеся особенно высокой продукцией семян.

Продукция семян при различных вариантах удобрения определялась только у некоторых доминирующих видов, обилие которых по всему опытному участку было более или менее одинаковым. У некоторых видов (сеслерия голубая, осока шерстистая, осока разноцветная, осо-

Таблица 2

Продукция семян в опыте с удобрениями

Название растения	Варианты удобрений	n	$\overline{X}$	S^2	$\pm S$	$\pm m_x$	CV%	lim_x	lim_p	$\overline{X} \pm m_x \cdot t_p$	N	% поврежденных семян
[1] Сеслерия голубая	Без удобрения	50	25,8	110,93	10,45	1,49	41	0 ÷ 48	4 ÷ 47	25,8 ± 3,0	64	—
	$P_{60}K_{60}$	102	24,3	110,80	10,52	1,04	43	6 ÷ 56	3 ÷ 45	24,3 ± 2,1	74	—
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	104	28,0	173,19	13,16	1,29	47	2 ÷ 83	2 ÷ 54	28,0 ± 3,0	92	—
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	108	26,2	176,42	13,28	1,28	51	3 ÷ 60	0 ÷ 53	26,2 ± 2,6	104	—
[2] Сеслерия голубая	Без удобрения	100	29,1	88,07	9,38	0,94	32	7 ÷ 52	10 ÷ 48	29,1 ± 1,9	41	—
	$P_{60}K_{60}$	81	21,6	70,52	8,40	0,93	39	4 ÷ 44	5 ÷ 38	21,6 ± 1,9	61	—
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	98	27,4	148,07	12,17	1,23	44	11 ÷ 76	3 ÷ 52	27,4 ± 2,5	75	—
[2] Чина луговая	Без удобрения	40	5,3	15,13	3,89	0,61	73	0 ÷ 19	0 ÷ 13	5,3 ± 1,2	214	20
	$P_{60}K_{60}$	16	12,9	121,00	11,00	2,75	85	3 ÷ 41	0 ÷ 36	12,9 ± 6,0	289	19
[2] Клевер луговой	Без удобрения	72	25,0	158,65	12,59	1,53	52	21 ÷ 42	0 ÷ 67	25,0 ± 3,1	108	25
	$P_{60}K_{60}$	70	49,6	923,27	30,38	3,63	61	18 ÷ 105	0 ÷ 110	49,6 ± 7,3	149	25

Продолжение

Название растения	Варианты удобрений	n	$\overline{X}$	S^2	$\pm S$	$\pm m_x$	CV%	lim_x	lim_p	$\overline{X} \pm m_x \cdot t_p$	N	% поврежденных семян
[1] Осока разноцветная	Без удобрения	97	75,7	2500,00	49,99	5,08	67	14 ÷ 262	0 ÷ 176	75,7 ± 10,2	180	—
	$P_{60}K_{60}$	100	33,4	675,45	25,98	2,60	78	3 ÷ 156	0 ÷ 85	33,4 ± 5,2	243	—
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	98	40,7	1620,13	40,25	4,08	99	1 ÷ 191	0 ÷ 121	40,7 ± 8,1	392	—
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	98	71,2	2348,43	48,46	4,90	68	0 ÷ 238	0 ÷ 168	71,2 ± 29,1	185	—
[1] Осока лапчатая	Без удобрения	90	4,8	4,90	2,21	0,23	50	1 ÷ 11	0 ÷ 9	4,8 ± 0,5	100	—
	$P_{60}K_{60}$	40	3,8	7,85	2,80	0,44	74	1 ÷ 14	0 ÷ 9	3,8 ± 0,9	219	—
[1] Осока шерстистая	Без удобрения	97	31,2	276,30	16,62	1,69	53	1 ÷ 67	2 ÷ 64	31,2 ± 3,4	112	—
	$P_{60}K_{60}$	100	27,7	265,15	16,91	1,69	61	1 ÷ 78	0 ÷ 26	27,7 ± 3,4	149	—
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	100	16,7	65,63	8,10	0,81	48	2 ÷ 38	0 ÷ 33	16,7 ± 1,6	92	—
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	100	27,4	176,13	13,27	1,33	48	8 ÷ 56	1 ÷ 54	27,4 ± 2,7	92	—

Примечание: [1] Первый год опыта (1962).
[2] Второй год опыта (1963).

Семенная продукция луговых растений 1962 г.

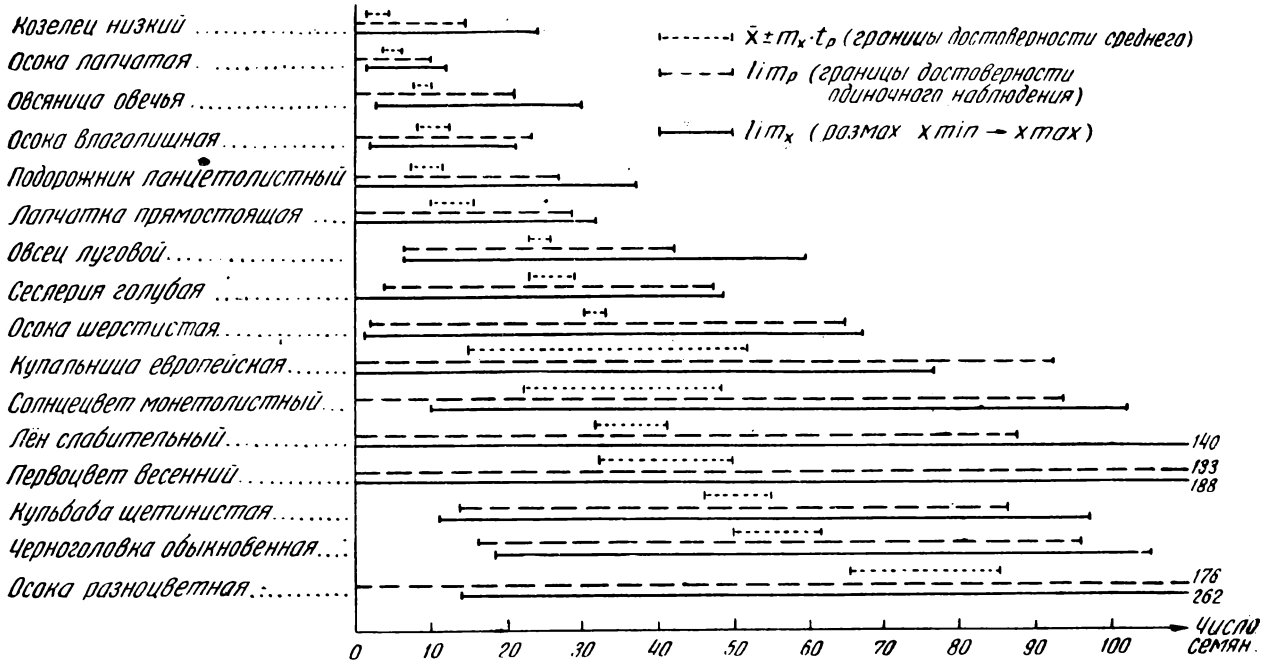


Рис. 1.

ка лапчатая и др.) все семена созревают одновременно и быстро осыпаются. Продукция семян у этих видов не особенно высокая. Упомянутый опыт с удобрениями на суходольном лугу в ассоциации *Filipendula hexapetala — Sesleria coerulea* был заложен в 1961 году с четырьмя вариантами: контроль, $P_{60}K_{60}$, N_{35} P_{60} K_{60}, N_{100} P_{60} K_{60}.

При сравнении продукции семян между удобренными и контрольными вариантами (табл. 2, рис. 2) выяснилось, что у сеслерии голубой в арифметической средней не наблюдалось статистически существенного различия (только в варианте с фосфорно-калийным удобрением оно оказалось несколько ниже, чем в других вариантах) (*t*-тест). Вариация числа семян этого вида была значительно шире в опыте с азотно-фосфорно-калийным удобрением, чем с фосфорно-калийным и в контроле (*F*-тест). В вариантах с азотным удобрением встречаются особи с очень высокой продукцией семян (например, до 83 семян в варианте $N_{100}P_{60}K_{60}$ по сравнению с 48 на неудобренном лугу).

У бобовых (чина луговая, клевер луговой) средняя семенная продукция в варианте $P_{60}K_{60}$ увеличилась. Но в то же время увеличилась и вариация числа семян на побегах, что находится в зависимости от увеличения числа головок на одиночных побегах (на неудобренном лугу у большинства побегов клевера лугового оказались одна-две головки, а в варианте $P_{60}K_{60}$ встречались побеги с четырьмя и более головками). Но в числе семян в головке не наблюдалось существенных различий (в вариантах $P_{60}K_{60}$ и без удобрения в среднем оно колеблется в пределах 18—33 семян).

У осок (осока разноцветная, осока лапчатая, осока шерстистая) продукция семян под влиянием удобрений снизилась. У осоки шерстистой и осоки лапчатой средняя продукция семян больше всего снизилась под влиянием азотных удобрений, а у осоки разноцветной и в варианте с фосфорно-калийным удобрением. Наряду с этим уменьшилась и вариация. Следовательно, под влиянием удобрений число семян у большинства особей уменьшалось.

Урожай семян зависит от обилия генеративных побегов на единице площади. Так как лесолуга, особенно в Западной Эстонии, характеризуются богатым видовым составом и сильной мозаичностью, получить правильное представление об урожае семян по всему лугу очень

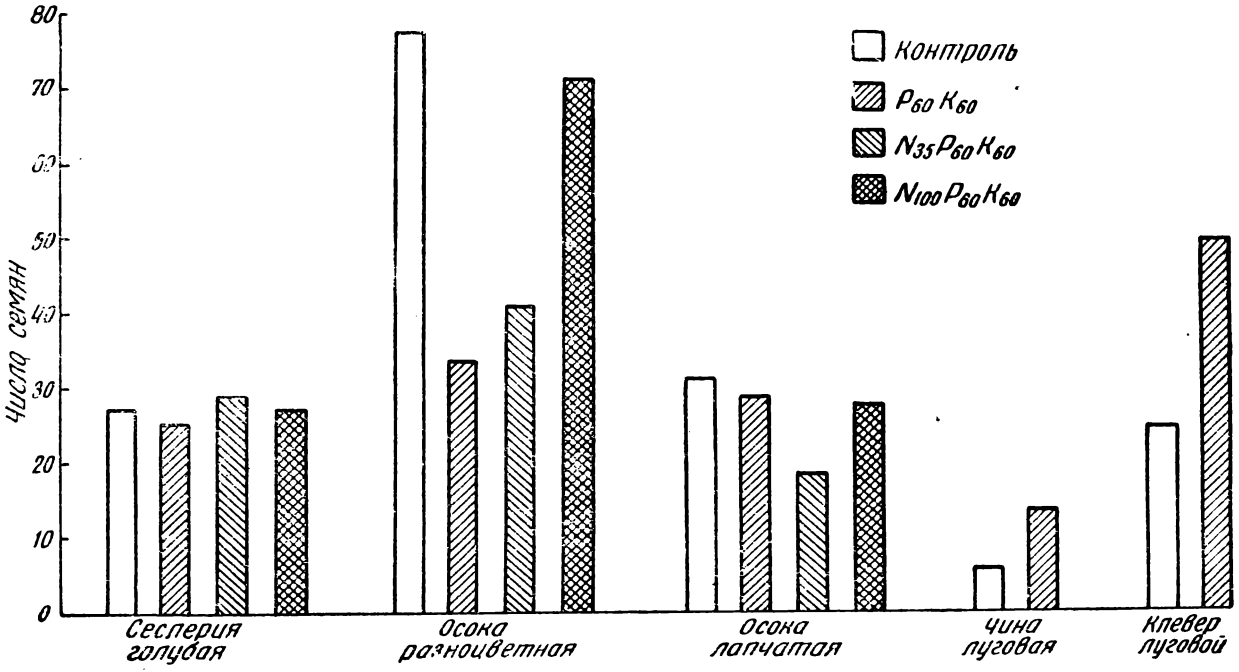


Рис. 2. Продукция семян в опыте с удобрениями.

трудно. У растущих группами видов (марьянник дубравный, чина луговая, первоцвет мучнистый и др.) урожайность определяется только для соответствующей куртины растений. Урожай семян остальных видов можно считать более или менее выраженным для лесолуга Лаэлату в целом (например, овсяница овечья; овсец луговой, овсяница тростниковая, лапчатка прямостоящая, черноголовка обыкновенная) (табл. 3).

Таблица 3

Урожай семян луговых растений 1962 года

Название растения	Среднее число генеративных побегов на 1 *кв. м*	Среднее число семян на 1 генеративный побег	Число семян на 1 *кв. м*
1. Осока разноцветная	14,0	75,7 ± 5,1	1059,8 ± 71,4
2. Осока лапчатая	20,0	4,8 ± 0,2	96,0 ± 4,0
3. Осока шерстистая	3,4	31,2 ± 1,7	106,1 ± 5,8
4. Василек луговой	7,1	31,1 ± 2,3	220,8 ± 16,3
5. [1] Овсяница тростниковая	0,3	61,1 ± 5,8	18,3 ± 1,7
6. Овсяница овечья	3,7	8,6 ± 0,6	31,8 ± 2,2
7. Лабазник шестилепестный	23,8	176,1 ± 27,6	4191,2 ± 656,9
8. [1] Гравилат речной	2,0	59,0 ± 4,3	118,0 ± 8,6
9. Солнцецвет монетолистный	22,0	35,1 ± 5,6	772,2 ± 123,2
10. Овсец луговой	2,9	24,0 ± 0,9	69,6 ± 2,6
11. [1] Чина луговая	0,1	5,3 ± 0,6	0,5 ± 0,1
12. Чина весенняя	1,2	6,0 ± 0,7	7,2 ± 0,8
13. Кульбаба щетинистая	14,3	50,5 ± 2,1	722,2 ± 30,0
14. Лен слабительный	13,0	36,0 ± 2,6	468,0 ± 33,8
15. Марьянник дубравный	37,0	103,7 ± 55,0	3836,9 ± 2033,5
16. Подорожник ланцетолистный	28,6	9,0 ± 0,8	257,4 ± 22,9
17. Лапчатка прямостоящая	29,0	12,3 ± 1,3	356,7 ± 37,7
18. Первоцвет мучнистый	20,0	172,8 ± 39,7	3456,0 ± 795,0
19. Первоцвет весенний	8,0	40,6 ± 4,6	322,4 ± 36,8
20. Черноголовка обыкновенная	7,2	55,7 ± 8,8	401,0 ± 63,4
21. Козелец низкий	12,5	2,5 ± 0,7	31,2 ± 8,7
22. Сеслерия голубая	3,7	25,8 ± 1,5	95,5 ± 5,6
23. [1] Клевер луговой	1,2	25,0 ± 1,5	30,0 ± 1,8
24. Купальница европейская	0,8	33,0 ± 8,3	26,4 ± 6,6

Примечание: [1] Данные 1963 года.

Продукция и урожай семян определялись на нескошенном лугу. Под влиянием косьбы число зрелых семян уменьшается у высоких и позднозревающих видов. У низкорослых растений обеспечено осыпание почти всех семян, независимо от сроков их созревания и сенокошения (солнцецвет монетолистный, лапчатка прямостоящая, черноголовка обыкновенная и др.). У овсяницы овечьей, сеслерии голубой, осоки лапчатой, кульбабы щетинистой и других преобладающее большинство семян осыпается до начала сенокошения (в конце июня — начале июля). Частично (около 20%) семена осыпаются до косьбы у марьянника дубравного. До скашивания не созревают овсяница тростниковая, осока разноцветная, осока лапчатая, лабазник шестилепестный, подорожник ланцетолистный, первоцвет весенний и др.

Урожай семян в вариантах с удобрениями, ввиду увеличения числа генеративных побегов на единицу площади, в большинстве случаев увеличился (табл. 4). Существенные различия в урожае семян бобовых оказались между неудобренным лугом и вариантом с фосфорно-калийным удобрением (чины луговой на неудобренном лугу оказалось менее одного семени на 1 $м^2$, а в варианте $P_{60}K_{60}$ — 130 семян; у клевера лугового соответственно 30 и 2666).

Из приведенных цифр явствует, что фосфорно-калийные удобрения способствуют развитию и размножению бобовых. У осок средняя продукция семян уменьшилась не только под влиянием фосфорно-калийных удобрений, но и азотных.

У некоторых видов семенная продукция значительно уменьшилась вследствие повреждений семян насекомыми; особенно сильно у сложноцветных и бобовых. То же отмечается и другими авторами (Perttula, 1941; Работнов, 1950). По нашим наблюдениям, в 1962 и 1963 годах насекомыми было уничтожено свыше 90% семян козельца низкого. В 1962 году при средней продукции семян 40,5 неповрежденными оказались только 2,5 семян. В 1963 году уничтожено было до 73% семян чины весенней и до 20% семян чины луговой. В семенах видов чины был обнаружен долгоносик (Apion subulatum). Значительные повреждения семян наблюдались также у купальницы европейской, кульбабы щетинистой и первоцвета весеннего. Нередко семенную продукцию повреж-

Таблица 4

Урожай семян в опыте с удобрениями

Название растения	Варианты удобрений	Среднее число генеративных побегов на 1 *кв. м*	Среднее число семян на 1 генеративный побег	Число семян на 1 *кв. м*
[1] Сеслерия голубая	Без удобрения	3,7	25,8 ± 1,5	95,5 ± 5,6
	$P_{60}K_{60}$	10,5	24,3 ± 1,0	255,2 ± 10,5
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	9,0	28,0 ± 1,3	252,0 ± 11,7
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	2,0	26,2 ± 1,3	52,4 ± 2,6
[2] Сеслерия голубая	Без удобрения	12,5	29,1 ± 0,9	363,8 ± 11,2
	$P_{60}K_{60}$	11,0	21,6 ± 0,9	237,6 ± 9,9
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	55,0	27,4 ± 1,2	1507,0 ± 66,0
[2] Чина луговая	Без удобрения	0,1	5,3 ± 0,6	0,5 ± 0,1
	$P_{60}K_{60}$	10,1	12,9 ± 2,8	130,3 ± 28,3
[2] Клевер луговой	Без удобрения	1,2	25,0 ± 1,5	30,0 ± 1,8
	$P_{60}K_{60}$	54,4	49,0 ± 3,6	2665,6 ± 195,8
[1] Осока разноцветная	Без удобрения	14,0	75,7 ± 5,1	1059,8 ± 71,4
	$P_{60}K_{60}$	9,1	33,4 ± 2,6	303,9 ± 23,7
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	8,0	40,7 ± 4,1	325,6 ± 32,8
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	1,6	71,2 ± 4,9	113,9 ± 7,8
Осока лапчатая	Без удобрения	20,0	4,8 ± 0,2	96,0 ± 4,0
	$P_{60}K_{60}$	43,0	3,8 ± 0,4	163,4 ± 17,2
[1] Осока шерстистая	Без удобрения	3,4	31,2 ± 1,7	106,1 ± 5,8
	$P_{60}K_{60}$	6,4	27,7 ± 1,7	177,3 ± 10,9
	$N_{35}P_{60}K_{60}$	9,0	16,7 ± 0,8	150,3 ± 7,2
	$N_{100}P_{60}K_{60}$	3,9	27,4 ± 1,3	106,9 ± 5,1

Примечание: [1] Первый год опыта (1962).
[2] Второй год опыта (1963).

дают грибные заболевания. На 100 экземплярах первоцвета мучнистого 26% плодов оказались зараженными грибом Urocystis primulicola. Спорынья встречалась у злаковых; на овсянице тростниковой — Claviceps purpurea, а на сеслерии голубой — Claviceps sesleriae.

Наши данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Так как различия в числе семян у отдельных особей или генеративных побегов одного вида часто являются весьма значительными (CV выше 100%), то необходимое для определения продукции семян число особей достигает 1000 и больше. В первом году при определении семенной продукции необходимо отдельно сосчитать семена всех особей или генеративных побегов для математической обработки данных. В следующие годы можно ограничиться только определением веса семян.

2. В вариантах с внесением удобрений продукция семян некоторых видов уменьшалась (осока разноцветная, осока лапчатая и др.), а у других повышалась (бобовые). Таким образом, под влиянием удобрений у некоторых видов жизненность повышалась, а у других снизилась. Число генеративных особей на единицу площади и урожай семян в большинстве случаев увеличились.

3. На наших лугах встречаются виды, семена которых созревают рано — в июне (сеслерия голубая, овсяница овечья, осока лапчатая). Большинство семян осыпается у низкорослых растений до сенокошения (лапчатка прямостоящая, черноголовка обыкновенная и др.). Но семена некоторых видов (овсяница тростниковая, осока разноцветная, подорожник ланцетолистный и др.) не созревают до периода косьбы.

4. У многих видов семенная продукция уменьшается под влиянием вредителей и грибных болезней (чина луговая, чина весенняя, первоцвет мучнистый, купальница европейская, козелец низкий).

ЛИТЕРАТУРА

Зеленчук Т. К., Насіннева продуктивність рослин рівнинних лук в умовах Львівської області. Укр. бот. журн., т. XVIII, 1961, № 4.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Геоботаника, вып. 6. М. — Л., Изд. АН СССР, 1950.

Eklund, O. Die quantitative Diasporenproduktion einiger Angiospermen. Memor. Soc. F. Fl. Fennica, 5, 1929.

Perttula, U. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald- Hainwiesen- und Hainfelsen-Vegetation. Ann. Acad. sci. Fennica, ser. A., LVIII, 1941.
Salisbury, E. J. The reproductive capacity of plants. London, 1942.
Söyrinki, N. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I. allgemeiner Teil, Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennica, Vanamo, II, 1, 1938.
Toomre, R., A. Lillemaa, S. Talts, L. Laasimer. 1957. Eesti NSV loduslike rohumaade tüübid. Tallinn, 1957.

И. В. ДРЕНОВ

БИОЛОГИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ[1]

(Саратовский педагогический институт)

Биология плодоношения дуба черешчатого изучалась в Вольском лесхозе Саратовской области под руководством заведующего кафедрой генетики и дарвинизма Саратовского государственного университета доцента С. С. Хохлова. Проводилось сравнительное изучение биологии плодоношения ранних нагорных и пойменных дубов, а также позднораспускающихся дубов; работа велась в основном в 1951, 1952 и 1953 годах.

Климат Вольского лесхоза — резко континентальный. По средним многолетним данным Привольской метеорологической станции, среднегодовая температура воздуха равна +5,8°С, зимою температура воздуха падает временами до —30°С, а летом поднимается до +35°С. Среднеянварская температура равна —12,0°С, а среднеиюньская +23,0°С. Среднегодовая норма осадков — 400 *мм*; осадки выпадают преимущественно в теплый период. В 1951 году была ранняя, с заморозками весна и жаркое засушливое лето. Весна 1952 года была поздняя с заморозками в мае, а лето — довольно прохладное. Весенних заморозков в 1953 году в Вольском лесхозе не наблюдалось, лето же было жарким и засушливым.

[1] Хотя работа И. В. Дренова выполнена давно, но она не потеряла своего значения и сейчас. Исследования проводились на юго-восточном пределе распространения дуба; работа содержит данные, полученные в результате тщательных наблюдений. Исходя из этого, редакция сочла нужным включить доклад И. В. Дренова в настоящий сборник. *(Примечание редакционной коллегии.)*

Биология плодоношения ранораспускающихся, позднораспускающихся и пойменных дубов изучалась в насаждениях порослевого происхождения (полнота насаждений — 0,8; бонитет — IV, средняя высота — около 10 *м*, средний диаметр стволов — около 20 *см*). Плодоношение изучалось у отдельнорастущих, опушечных дубов, а также дубов, растущих внутри насаждений.

Начало распускания почек отмечалось по раздвиганию внутренних чешуек и появлению листьев или зачатков сережек из них. Степень распускания в разных частях кроны дерева (южная, северная, западная и восточная) устанавливали подсчетом развернувшихся почек в пробах по 100 побегов прошлого года из каждой части кроны.

Наступление фазы цветения мужских цветков определялось по завершению формирования цветков в сережках и началу пыления их, конец фазы — по увяданию цветков. Начало цветения женских цветков отмечали по развертыванию лопастей рылец цветков, конец — по засыханию и потемнению их. Интенсивность цветения мы узнавали подсчетом соцветий и отдельных цветков в пробах из 100 прошлогодних побегов в каждой части кроны. Количество цветков в мужских и женских соцветиях ранних и поздних дубов устанавливали по пробам из 100 соцветий. Для наблюдений и подсчетов были сооружены вышки, использовались лестницы.

При определении хода разрастания завязей и желудей измеряли длину, толщину и объем ста штук завязей, а затем — десяти штук желудей с этих же деревьев, причем пробы завязей и желудей брались через 5 и 10 дней. В результате регулярных подсчетов и анализа опавших завязей и желудей на замеченных ветвях выясняли ход их опадения и причины опада. Время наступления оплодотворения завязей определялось по началу выхода завязей из плюсок. Устанавливались также сроки опада спелых желудей у различных форм дуба.

Распускание почек. Плодоношение дуба во многом зависит от количества и характера почек на побегах. Перед развертыванием почки дуба имеют различную величину. Концевые почки побегов перед распусканием несколько крупнее боковых. Замечено, что у дуба вначале развертываются концевые верхушечные почки побегов, а затем — часть боковых почек, прилегающих к верхуш-

ке побега. Развертывается меньшая часть почек, имеющихся на побегах, а большая часть сохраняется в качестве запасных. Наличие запасных почек на побегах дуба отмечалось Е. П. Мининой (1954). На побегах южных ветвей в кронах отдельнорастущих и опушечных дубов почки развертываются раньше. При повреждении и гибели развернувшихся почек от весенних заморозков и листогрызущих насекомых-вредителей развертываются запасные почки. Сроки распускания дубов определяются погодными условиями весны, особенностями местообитания и принадлежностью к ранней или поздней форме. Нагорные и пойменные дубы ранней формы распускаются неодновременно; у нагорных дубов почки развертываются в основном в первой декаде мая, а у пойменных — во второй декаде мая. В третьей декаде мая устанавливаются высокие температуры воздуха и почвы, благоприятствующие распусканию почек у поздних дубов; завершается распускание поздних дубов в начале июня.

Срок распускания почек определяется также наследственными особенностями отдельных деревьев; в насаждениях всегда имеются дубы с более ранним или более поздним развертыванием почек. Оказывает влияние и характер рельефа: несколько раньше происходит развертывание почек у дубов, растущих на возвышенных местах и склонах южной экспозиции.

Зачатки мужских и женских соцветий имеются обычно в большей части распускающихся почек.

Цветение дуба. В различных географических районах цветение дуба изучалось довольно подробно (Гольдин, 1951; Минина, 1952, 1954; Юркевич, 1952, и др.); особенно интересные сведения по цветению дуба приведены в работах Е. П. Мининой. В данной статье мы остановимся на биологии цветения дуба в условиях Саратовской области.

Мужские соцветия растут пять-шесть дней. Длина сформировавшихся мужских соцветий варьирует в пределах от 1,1 до 8,0 *см;* большая часть соцветий имеет длину 3—6 *см.* (Для измерений и подсчетов бралась проба в 200 соцветий из различных частей кроны.) Сформировавшиеся мужские соцветия — желтого или желто-зеленого цвета. На цветоносе размещается в среднем от десяти до двадцати мужских цветков, с 3—6 (реже 7—10) тычинками в каждом.

Через два-три дня после начала распускания почек в пазухах верхних листьев молодого побега появляются зачатки женских соцветий, они имеют вид бугорков. Из такого бугорка вначале оформляется завязь пестика, а затем образуются лопасти рыльца. Образование женского соцветия длится 5—6 дней.

В начале цветения длина женских цветоносов колеблется в пределах 1,3—1,9 *см*. Подсчеты показали, что большинство женских соцветий у дуба состоит из двух-трех цветков. Гораздо реже встречаются соцветия с одним, четырьмя и пятью цветками.

Для изучения характера рылец нами бралась проба в 300 рылец с разных дубов. Лопасти рыльца влажные и покрыты очень мелкими волосками. Рыльца по большей части трехлопастные; встречаются также четырехлопастные и очень редко — однолопастные, двухлопастные и пятилопастные. Окраска — желтая или зеленая, реже красная или фиолетовая.

Размеры отдельных женских цветков в пределах одного соцветия неодинаковы; крупнее бывают цветки, расположенные ближе к основанию цветоноса.

Несколько раньше начинается пыление сережек на южных ветвях крон. Пыление отдельных соцветий продолжается один-два дня, а отдельного дерева — три-четыре дня. Сразу же после прекращения пыления мужские цветки засыхают, а засохшие сережки вскоре опадают. Женские цветки дуба сохраняются дольше. Цветение отдельного женского цветка длится 8—10 дней.

Просмотр рылец под микроскопом показал, что почти на всех рыльцах имеются пыльцевые зерна; некоторую роль в опылении у дуба играют и пчелы. На цветущих дубах обычно бывает очень много пчел. По нашим наблюдениям, за каждый прилет пчела посещает в среднем от четырех до шести мужских соцветий и собирает с них пыльцу.

При неблагоприятных погодных условиях наблюдается массовая гибель мужских и женских соцветий дуба. Особенно сильно снижают интенсивность цветения дуба весенние заморозки. Из поврежденных заморозками почек дуба иногда образуются двуполые уродливые цветки. В кроне отдельного дуба цветение мужских и женских цветков часто проходит неодновременно; обычно наблюдается протерандрия.

Ранняя и поздняя формы дуба имеют различную силу цветения. Подсчеты показали, что дубы поздней формы цветут более обильно, чем ранние (табл. 1).

Таблиц

Интенсивность цветения одновозрастных отдельнорастущих дубов в 1951 году

Части кроны	Количество побегов в пробах	Число соцветий на побегах			
		тычиночных		пестичных	
		дуб ранний № 21	дуб поздний № 7	дуб ранний № 21	дуб поздний № 7
Верхние южные	100	66	162	103	260
Нижние южные	100	15	168	61	190
Верхние северные	100	127	164	72	167
Нижние северные	100	8	153	77	153
Всего . . .	400	216	647	313	770

Установлено также, что соцветия поздних дубов имеют большее количество цветков (табл. 2).

Таблица 2

Распределение мужских соцветий по числу цветков в 1952 году

Форма дуба	Количество соцветий в пробах	Число цветков в соцветиях				
		10—13	14—17	18—21	22—25	26—29
Поздний № 7	100	3	41	39	10	7
Ранний № 21	100	56	22	15	5	2

В связи с тем, что поздние дубы обладают большей интенсивностью цветения, вероятность хорошего плодоношения у них выше, чем у ранних.

Благодаря неодновременности цветения мужских и женских цветков у отдельного дерева создается возможность перекрестного опыления. По нашим наблюдениям, женские цветки локализуются главным образом по краям кроны дуба, а мужские — внутри кроны. В связи с этим при ветроопылении пыльца с других дубов легче может попасть на рыльца пестиков, расположенных на побегах по краям кроны.

Пыльца мужских соцветий своего дерева при рассеивании также обязательно проходит зону концевых побегов, что способствует опылению и собственной пыльцой этого дерева.

Из-за наследственных особенностей, своеобразия микроклимата и других условий местообитания период цветения дубов бывает сравнительно большим. Растянутость периода цветения дубов сохраняет часть деревьев от воздействия весенних заморозков и дождей. Поэтому ежегодно у некоторой части дубов наблюдается относительно высокая интенсивность цветения.

Ранняя и поздняя формы дуба вступают в цветение в разное время. Наряду с наследственными особенностями наступление и прохождение цветения зависит и от погодных условий.

По нашим наблюдениям, из-за весенних заморозков и дождей цветение ранних дубов часто задерживается, и ежегодно в течение нескольких дней наблюдается одновременное цветение ранних нагорных, пойменных и поздних дубов. Одной из причин наличия в насаждениях дубов как бы «промежуточных» между ранней и поздней формами является, по-видимому, переопыление между ними.

Разрастание завязей и формирование желудей. Завязи дуба до момента оплодотворения разрастаются очень медленно; сразу же после оплодотворения наблюдается усиленное разрастание завязи, она выпячивается, выходит из плюски. Этот признак — начало усиленного разрастания — принят нами как показатель происшедшего оплодотворения.

Наблюдения за сроками цветения и наступления усиленного разрастания завязей в отдельные годы у замеченных дубов позволили установить продолжительность периода времени от опыления до оплодотворения.

Этот период у дуба в условиях Саратовской области короче, чем в западных областях европейской части СССР. В Вольском лесхозе этот период равен, по нашим наблюдениям, 40—50 дням, а в условиях Украины (по Пятницкому, 1951) — двум месяцам.

Высокие температуры лета и интенсивная солнечная радиация (Любич, 1958) в Нижнем Поволжье ускоряют, очевидно, развитие завязей и наступление оплодотворения. По наблюдениям 1951, 1952, 1953 годов, у ранних

нагорных дубов интенсивное разрастание завязей начиналось в первых числах июля, у ранних пойменных — в середине июля и у дубов поздней формы — в третьей декаде июля.

Вскоре после оплодотворения начинают формироваться плоды дуба — желуди. Объем и вес желудей быстро увеличивается; шарообразная форма плодов изменяется на удлиненную или яйцевидную. Измерения показали, что разрастание желудей проходит неравномерно во времени.

В табл. 3 приводятся показатели роста желудей в 1952 году.

Таблица 3

Интенсивность роста желудей в 1952 году

Форма дуба	Размеры желудя	10/VII	18/VII	1/VIII	16/VIII	1/IX	16/IX
Ранняя	Длина в *мм*	6,9	7,7	12,4	27,1	28,0	28,0
	Толщина в *мм*	7,2	7,2	12,0	15,6	16,0	16,4
	Объем в *см*³	0,1	0,15	1,9	4,0	4,2	4,4
Поздняя	Длина в *мм*	2,0	3,0	6,1	14,6	20,2	25,0
	Толщина в *мм*	3,6	4,3	7,1	13,0	16,0	18,0
	Объем в *см*³	0,04	0,05	0,2	1,2	2,6	3,8

В связи с тем, что усиленное разрастание желудей ранних дубов наступает в более ранние сроки по сравнению с поздними дубами, желуди ранних дубов в июле и августе значительно крупнее желудей поздних дубов.

Вскоре после окончания цветения опадает некоторая часть завязей. Опадение завязей и желудей продолжается все лето. Подсчеты показали, что вследствие сочетания ряда неблагоприятных факторов в условиях Вольского лесхоза опадает большая часть завязей и развивающихся желудей. Ко времени созревания на замеченных ветвях сохранились единичные желуди.

Ход опадения завязей и желудей у ранних нагорных и поздних дубов в 1952 году можно проследить по табл. 4.

Ход опадения завязей и желудей у ранних дубов гораздо интенсивнее, чем у поздних дубов. Вместе с этим

Таблица 4

Опадение завязей и желудей в 1952 году

Формы дуба и условия их произрастания	Количество завязей к концу цветения	Состояние на 5/VII			Состояние на 5/VIII			Состояние на 25/VIII		
		сохранилось	опало		сохранилось	опало		сохранилось	опало	
			засохших	поврежденных		засохших	поврежденных		засохших	поврежденных
Отдельно-растущие ранние	209	29	179	1	15	5	9	3	12	12
в %	100	13,3	86,2	0,5	7,2	2,4	4,2	1,4	5,8	5,8
Опушечные ранние	150	15	135	—	9	3	3	9	—	—
в %	100	10,0	90,0	—	6,0	2,0	2,0	6,0	—	—
Отдельно-растущие поздние	622	443	156	23	127	279	37	45	82	82
в %	100	71,2	25,1	3,6	23,6	41,6	6,0	7,2	16,4	16,4
Опушечные поздние	198	159	36	3	56	90	13	22	34	34
в %	100	80,3	18,2	1,5	28,3	47,5	4,5	11,1	17,2	17,2

опадение завязей и желудей у опушечных дубов ранней и поздней формы проходит несколько медленнее, чем у отдельнорастущих дубов.

В результате засыхания опадает очень много завязей; причем в более засушливом 1951 году опадение от засыхания было сильнее, чем в 1952 году. У отдельнорастущих дубов завязей засыхает больше, чем у опушечных. Опад завязей вследствие засыхания отмечается и в других географических районах (Пятницкий, 1951; Старченко, 1952; Минина, 1954, и др.), но нигде не опадает из-за засыхания так много завязей дуба, как в условиях засушливого Саратовского Поволжья.

Причиной гибели завязей являются также листогрызущие насекомые-вредители. В 1951 году гусеницы непарного и кольчатого шелкопрядов повредили 12—16% завязей на замеченных ветвях, а в 1952 году — около 4% завязей.

Во второй половине лета развивающиеся желуди по-

вреждаются желудевым и ореховым долгоносиками, а также желудевой плодожоркой. В 1951 и 1952 годах эти насекомые повредили почти все желуди ранних и поздних дубов. Многие поврежденные желуди сразу же опадают, но часть их сохраняется на ветвях.

Повреждению желудей долгоносиком препятствуют плотные плюски и толстые плотные ткани околоплодников. Долгоносику не всегда удается проколоть плюску или плодовую оболочку желудя. 20 июля 1952 года взята проба из ста желудей раннего дуба, имеющих внешние повреждения. При вскрытии этих желудей оказалось, что только у девятнадцати желудей долгоносики сумели проколоть плюску и плодовую оболочку и повредить зародыш.

Созревание и опадение спелых желудей. Сроки созревания семян древесных пород наряду с наследственными особенностями определяются погодными условиями лета, осени и характером почв.

По наблюдениям в Вольском лесхозе, сроки созревания и опадения спелых желудей у ранних и поздних дубов различны. У отдельнорастущих ранних нагорных дубов опадение доброкачественных желудей начинается с первых чисел второй декады сентября и заканчивается в конце сентября, что равно 15—18 дням. Несколько позже происходит опадение желудей у ранних опушечных дубов и дубов, растущих внутри насаждений. Опадение желудей у них начинается в середине сентября и заканчивается в конце сентября — начале октября. Заморозки в сентябре ускоряют этот процесс. У пойменных дубов созревшие желуди опадают в конце сентября—начале октября, то есть несколько позже, чем у ранних нагорных дубов. Зрелые желуди поздних дубов опадают главным образом в первую половину октября; вначале созревают и опадают желуди у отдельнорастущих деревьев. Массовое опадение желудей у поздних дубов проходит позже, чем у ранних.

В условиях Вольского лесхоза при теплой, без заморозков в сентябре, осени общая продолжительность периода опадения доброкачественных желудей у дубов всех форм равна сорока дням. Прохладной же, с заморозками, осенью этот период сокращается до тридцати четырех дней.

Биология плодоношения дуба в условиях Саратовской

области имеет ряд особенностей, обусловленных резкой континентальностью климата на Юго-Востоке.

1. В связи с наличием в лесах Саратовской области различных форм дуба черешчатого общая продолжительность периода распускания почек у дубов разных форм довольно продолжительна и равна 35—40 дням. Вначале распускаются ранние нагорные дубы, затем — ранние пойменные и, наконец, дубы позднораспускающейся формы. Нами установлено, что в условиях Саратовской области распускается около одной трети — одной четверти почек, имеющихся на побегах дуба. Оставшиеся почки играют роль запасных.

2. Начало цветения и распускания почек у дуба не совпадают во времени; цветение начинается на несколько дней позже распускания. Цветение мужских и женских цветков у отдельного дуба проходит неодновременно. Мужские цветки зацветают раньше и отцветают быстрее, чем женские.

3. Обильнее цветут отдельнорастущие и опушечные дубы; у дубов, растущих внутри насаждений, обильное цветение наблюдается лишь на верхних ветвях.

4. Нами установлено, что позднораспускающиеся и пойменные дубы имеют обычно более интенсивное цветение по сравнению с ранораспускающимися нагорными дубами.

5. Общая продолжительность времени цветения различных форм дуба черешчатого в условиях Саратовской области около 30 дней. Этим обеспечивается сохранение части цветков от повреждения весенними заморозками.

6. Период времени от цветения до момента оплодотворения у дуба в условиях Саратовской области значительно меньший, чем в западных областях; он равен 40—50 дням. На более ускоренное развитие дуба на Юго-Востоке указывал Ф. П. Любич (1958), объясняя его спецификой климатических условий Нижнего Поволжья.

7. Как и в других географических районах, большая часть завязей дуба в Саратовской области опадает из-за засыхания их; завязи и желуди сильно повреждаются также желудевой плодожоркой, желудевым и ореховым долгоносиками.

8. Рост желудей идет неравномерно во времени; на-

блюдаются периоды усиленного и замедленного роста. Нами установлено, что во второй половине лета желуди ранних дубов гораздо крупнее желудей поздних дубов.

9. Опадение созревших желудей проходит у разных форм дуба неодновременно. Вначале опадают спелые желуди у ранних нагорных дубов, затем — у пойменных и, наконец, у поздних дубов. Усиленное опадение желудей, по нашим наблюдениям, наступает сразу же за первыми осенними заморозками.

ЛИТЕРАТУРА

Гольдин И. Г. Биология цветения дуба летнего. «Лесное хозяйство», 1951, № 6.

Елагин Н. И. Материалы к изучению плодоношения дуба в перестойных дубравах. Сообщения лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 2, 1960.

Любич Ф. П. Плодоношение дуба черешчатого на седьмом году жизни. «Лесное хозяйство», 1958, № 10.

Минина Е. П. Биологические основы плодоношения дуба. «Лесное хозяйство», 1952, № 1.

Минина Е. П. Биологические основы цветения и плодоношения дуба. Тр. ин-та леса, т. 17, 1954.

Напалков Н. В. Плодоношение дуба в Среднем Поволжье. «Лес и степь», 1951, № 8.

Пятницкий С. С. К вопросу о так называемой периодичности в плодоношении у дуба. «Лесное хозяйство», 1951, № 8.

Старченко И. И. Особенности вегетации и плодоношения дуба черешчатого в приволжских дубравах. «Лесное хозяйство», 1951, № 7.

Юркевич И. Л. Наблюдения над цветением и плодоношением дуба черешчатого. «Лесное хозяйство», 1950, № 10.

М. Г. НИКОЛАЕВА, В. Г. ЮДИН, Т. В. ДАЛЕЦКАЯ

РОЛЬ РОСТОВЫХ ВЕЩЕСТВ В ПРОРАСТАНИИ ПОКОЯЩИХСЯ СЕМЯН

(Ботанический институт АН СССР
им. В. Л. Комарова)

Вопрос о роли ростовых веществ в процессах созревания и прорастания семян изучен недостаточно. Особенно мало известно об участии ростовых веществ в прорастании покоящихся семян.

В связи с задачей выяснения природы глубокого покоя семян нами в течение ряда лет изучалось участие в прорастании покоящихся семян наиболее широко распространенных ростовых веществ: гетероауксина (β-индолилуксусная кислота — ИУК) и гиббереллина A_3 (гибберелловая кислота — ГК).

Следует подчеркнуть, что, в отличие от семян с относительно неглубоким покоем, связанным только с тормозящим действием покровов зародыша (например, злаки, салат, сосна, береза и т. д.), глубокопокоящиеся семена имеют двойной механизм подавления прорастания: тормозящее действие покровов, с одной стороны, и особое состояние самого зародыша (явление физиологической карликовости) — с другой. Для нарушения покоя семян этого типа требуется длительная (2—5-месячная) холодная стратификация (например, клены татарский и остролистный, яблоня и многие другие). В ряде случаев холодной стратификации должен предшествовать 1—2-месячный теплый период (бересклет европейский, ясень обыкновенный и т. д.).

Зародыши, извлеченные из глубокопокоящихся семян, способны расти. Однако они трогаются в рост медленно и часто образуют ненормальные проростки. Сеянцы, выращенные из таких зародышей, как правило, образуют физиологические карлики. Холодная стратификация семян или выращивание сеянцев на длинном дне устраняют ненормальности роста.

Давно установлено, что на ранних стадиях созревания семян в них содержится большое количество ауксинов и, в частности, β-индолилуксусной кислоты (Холодный, 1935; Luckwill, 1948; Полевой, 1959, и др.), которая, по-видимому, имеет большое значение для успешного развития завязи. По мере созревания семян содержание ИУК в них снижается.

Что касается прорастания семян, то многочисленные попытки стимулировать этот процесс у разных растений с помощью гетероауксина (синтетический препарат ИУК) и близких ему соединений дали чрезвычайно неопределенные и зачастую противоречивые результаты (Шидловская, 1958, и др). В итоге в литературе появились две противоположные точки зрения. Согласно одной, ауксины необходимы для прорастания семян (Холодный, 1935). Напротив, Фе и Зёдин (Veh und Söding, 1937) отрицают роль ауксинов в прорастании семян, в частности семян плодовых растений. Более того, некоторые авторы (Barton, 1940, и др.) считают, что ИУК тормозит прорастание семян.

Наши опыты показали, что намачивание в гетероауксине (ГА, от 10^{-8} до 10^{-4} %) глубокопокоящихся семян никак не сказывается на ходе их последующей стратификации на холоде. Из табл. 1 и рис. 1 видно, что обработанные перед переносом на холод и контрольные семена прорастали одинаково. Повторная обработка семян растворами более высоких концентраций (10^{-1}—10^{-3} %) в конце холодной стратификации вызвала некоторое снижение темпов прорастания бересклета европейского и клена татарского в первые дни после обработки (табл. 2). В дальнейшем эти различия сглаживались (см. табл. 1 и рис. 1).

Гораздо сильнее гетероауксин действует на изолированные зародыши. Проращивание в растворах 10^{-4}% и выше приводит к резкому торможению начала их роста (рис. 2). Это торможение сказывается в темноте силь-

Таблица 1

Прорастание глубокопокоящихся семян под влиянием обработки их растворами гетероауксина (ГА)

Вид	Стратификация в месяцах при 15—20°	Стратификация в месяцах при 0—3°	Сроки обработки семян ГА	Показатель					
Клен остролистный	—	3	До начала стратификации	ГА в % % прорастания	0 (вода) 69	10^{-8} 85	10^{-6} 72	10^{-4} 74	— —
Ясень обыкновенный	2	$4^1/_2$	1-я до начала стратификации 2-я после $2^1/_2$ месяцев при 0—3°	ГА в % ГА в % % прорастания	0 (вода) 0 (вода) 73	10^{-8} 10^{-4} 59	10^{-6} 10^{-3} 60	10^{-4} 10^{-2} 74	10^{-2} 10^{-1} 55
Бересклет европейский	2	$5^1/_2$	Перед переносом на 0—3°	ГА в % % открывания % прорастания	0 (вода) 42 44	10^{-8} 56 55	10^{-6} 46 48	10^{-6} 41 45	— — —
То же	2	$5^1/_2$	1-я до начала стратификации 2-я после 3 месяцев при 0—3°	ГА в % % открывания ГА в % % прорастания	0 (вода) 50 0 (вода) 50	10^{-8} 47 10^{-3} 50	10^{-6} 43 10^{-2} 47	10^{-6} 54 10^{-1} 52	— — — —

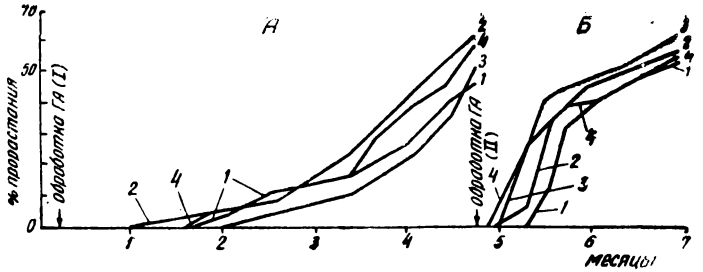


Рис . 1. Прорастание семян клена татарского при 0—3° в зависимости от обработки их гетероауксином (ГА):

I - Обработка перед началом стратификации. *II* — обработка после 4 1/2 месяцев холода. *А* — прорастание после первой обработки (в % от исходного числа семян); *Б* — прорастание после второй обработки (в % от оставшегося числа семян).

Концентрация ГА в % при первой обработке: 1—10^{-4}, 2—10^{-6}, 0—10^{-8}, 4 — вода; при второй обработке: 1—10^{-1}, 2—10^{-2}, 3—10^{-3}; 4—вода.

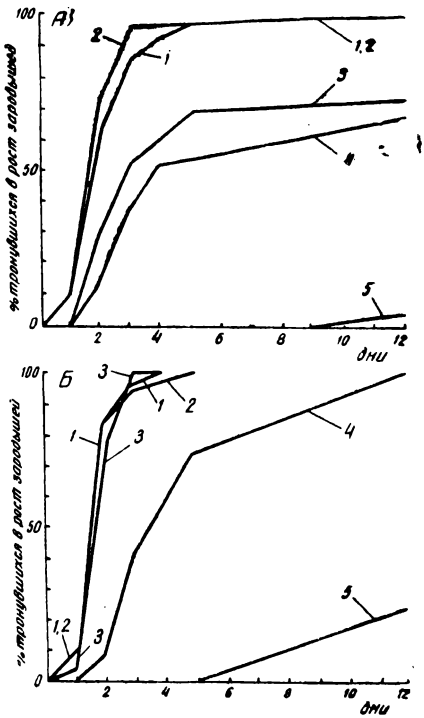
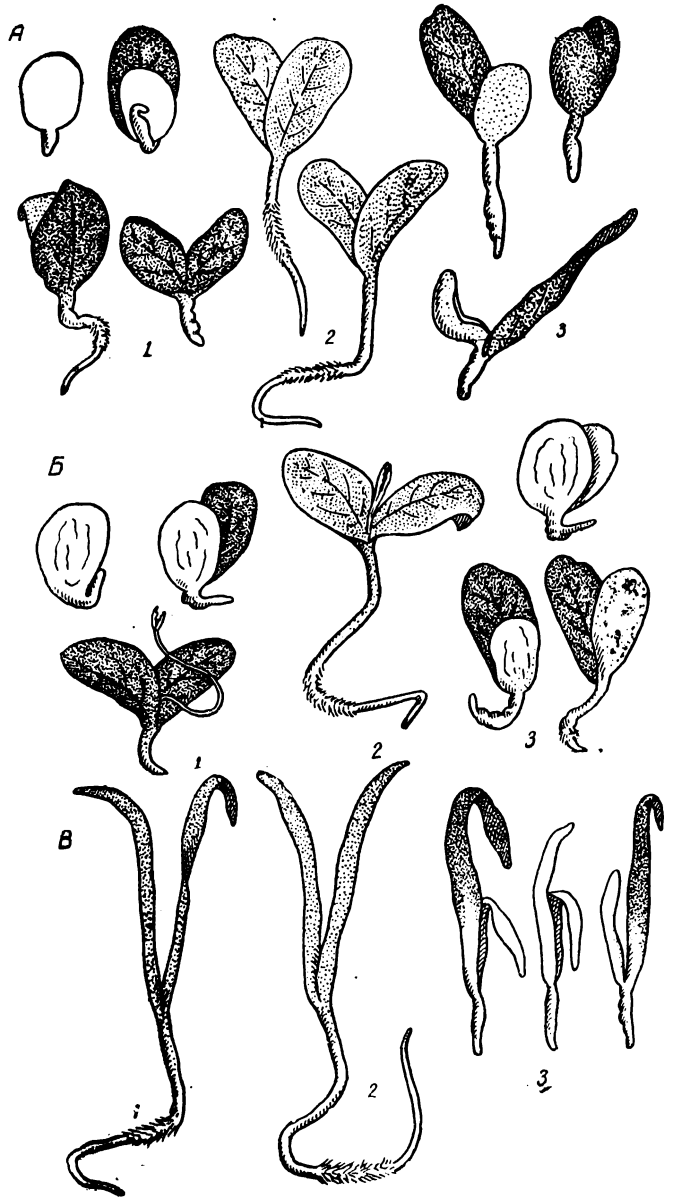


Рис. 2. Рост зародышей бересклета европейского при 18—20° в зависимости от обработки гетероауксином:

А — в темноте, *Б* — на свету. Концентрация ГА в %: *1* — вода, *2* — 10^{-8}, 3—10^{-6} 4—10^{-4}, 5—10^{-2}.


А
1
2
3
Б
1
2
3
В
1
2
3

нее, чем на свету. Свет уменьшает ингибирующее действие ГА. Гетероауксин способствует появлению у зародышей признаков, свойственных физиологическим карликам (рис. 3).

Таблица 2

Прорастание семян при 0—3° под влиянием обработки ГА в конце стратификации

Вид	Дни после обработки ГА	Концентрация ГА в %			
		0 (вода)	10^{-3}	10^{-2}	10^{-1}
Клен татарский .	15	24 ± 1	25 ± 1	6 ± 1	0
Бересклет европейский . . .	45	28 ± 2	26 ± 4	20 ± 1	14 ± 8

Это можно наблюдать не только у видов, для зародышей которых характерно это явление (клен татарский, бересклет), но и у такого вида, как клен ясенелистный, семена которого имеют неглубокий покой, и их зародыши обычно растут нормально.

Таким образом, гетероауксин не стимулирует нарушения покоя семян и не повышает темпа их прорастания после стратификации. Скорее происходит даже некоторая задержка прорастания стратифицированных семян. Слабое действие ГА можно объяснить трудным проникновением его в семя, а также тем, что низкая температура уничтожает подавляющее действие этого вещества. На изолированные зародыши гетероауксин также оказывает не стимулирующее, а сильное подавляющее действие, вызывающее состояние, сходное с явлением физиологической карликовости.

При определении содержания в семенах нативной ИУК (Николаева и Далецкая, 1963; Далецкая, 1963) выяснилось, что в глубокопокоящихся семенах находится большое количество этого вещества. Экстракт ИУК из 100 семян, растворенный в 5 *мл* воды, по своему действию

Рис. 3. Характер роста изолированных зародышей из семян бересклета европейского *А*, клена татарского *Б* и клена ясенелистного *В*:

1 — нестратифицированных, *2* — после холодной стратификации, *3* — после обработки их раствором ГА 10^{-2} %. (Интенсивность зеленения проростков показана на рисунке тональной штриховкой.)

на биотесты соответствует действию раствора гетероауксина 10^{-4} % и выше. Стратификация, необходимая для нарушения покоя семян, приводит к резкому снижению содержания в них ИУК. Судя по действию на биотесты, содержание ее в экстрактах стратифицированных семян не превышает 10^{-6}—10^{-8} %. Высокое содержание ИУК наблюдается как в эндосперме, так и в самом зародыше. В то же время в семенах, не имеющих покоя или имеющих неглубокий покой, не связанный со свойствами зародыша, содержание ИУК не превышало содержания ее в стратифицированных семенах.

Опыт показал, что экстракт ИУК из покоящихся семян бересклета подавлял рост зародышей бересклета, то есть оказывал такое же действие, как гетероауксин. Напротив, вытяжки из стратифицированных семян не только не подавляли, но даже стимулировали рост зародышей.

Мы видим, что ИУК играет существенную роль в торможении прорастания глубокопокоящихся семян исследованных видов, определяя состояние физиологической карликовости их зародышей. Действие стратификации в конечном счете сводится к снижению содержания ИУК до уровня, не вызывающего торможения роста зародышей. Механизм действия холода, приводящий к снижению ИУК, не вполне ясен. Но имеющиеся наблюдения (Николаева и Каткевич, 1962) позволяют думать, что он тесно связан с характером дыхания семян.

В последние годы появилось большое количество работ, свидетельствующих о том, что в прорастании семян важную роль играет другое ростовое вещество — гиббереллин. Установлено, что гиббереллин A_3 (ГК) и некоторые другие стимулируют прорастание семян, имеющих неглубокий покой (Косикова, 1960; Володин, 1960; Николаева и Юдин, 1963 и другие).

Действие ГК на глубокопокоящиеся семена изучено слабее. Основываясь на опытах с изолированными зародышами, некоторые авторы пришли к выводу, что обработка ГК может заменить холодную стратификацию. Действительно, с помощью ГК в большей или меньшей степени удается преодолеть физиологическую карликовость изолированных зародышей (Barton, 1956; Flemion, 1959; Некрасова, 1960; Rémy, 1961; Николаева, 1962).

Относительно целых семян известны лишь опыты Грея (Gray, 1958), в которых ГК успешно заменила холодную стратификацию персика. Попытки с помощью гиббереллина (0,001—0,5%) стимулировать прорастание неповрежденных семян других видов, находящихся в глубоком покое, успеха не имели. В наших опытах максимальная всхожесть покоящихся семян после обработки их 0,25%-ным раствором ГК была у яблони—не более 12%, у бересклета европейского — 20%.

Точно так же не имели успеха попытки сократить с помощью ГК время холодной стратификации семян. Пятидневное намачивание семян в растворах ГК перед началом стратификации и на разных ее этапах никак не сказалось на прорастании стратифицируемых семян яблони лесной, кленов остролистного и татарского (табл. 3).

Таблица 3

Прорастание (% всхожести) глубокопокоящихся семян под влиянием обработки гиббереллином (ГК)

а) ГК — 0,05%; обработка на разных этапах стратификации

Вид	Стратификация при 0—0° в месяцах	Период от начала стратификации до обработки ГК в месяцах					
		необработ.	0	1	2	3	4
Яблоня лесная	$4^1/_2$	—	67	58	55	54	63
Клен остролистный . . .	3	73	90	74	—	—	—

б) ГК — в разной концентрации; обработка перед началом стратификации

Вид	Стратификация при 0—3° в месяцах	Концентрация ГК в %			
		0 (вода)	0,01	0,05	0,1
Клен татарский .	$4^1/_2$	85	81	89	82

Сложнее обстоит дело с семенами бересклета европейского и некоторых других растений, для прорастания

которых требуется стратификация при переменной температуре: сначала в тепле, а затем на холоде. В течение теплого периода в семенах начинаются подготовительные изменения, которые в конечном счете сводятся к тому, что зародыш трогается в рост. У бересклета это внешне выражается в «открывании» семян (увеличение их объема и растрескивание кожуры). Чем длительнее теплый период, тем полнее и энергичнее открываются семена и тем полнее идет их дальнейшее прорастание.

Опыты показали, что намачивание в ГК (0,05–0,10%) резко ускоряет прохождение семенами подготовительных изменений. Оно действует не только в тепле, но и на холоде (табл. 4).

Таблица 4

Зависимость открывания семян бересклета европейского от действия ГК и температуры

Обработка	% семян, открывшихся за 2 месяца при температуре			
	18–20°	8–10°	5–7°	0–3°
Водой	52	73	7	1
ГК	70	75	66	58

Стимулирующее действие ГК тем заметнее, чем короче теплый период стратификации и, следовательно, чем менее благоприятны условия для «открывания» контрольных семян (Николаева и Юдин, 1963). Оказалось, что обработка гиббереллином позволяет полностью устранить теплый период и тем самым значительно сократить время стратификации семян бересклета европейского (рис. 4).

ГК ускоряет стратификацию бересклета не только путем устранения теплого периода, но и за счет некоторого сокращения длительности холодного периода стратификации. На рис. 4 видно, что открывание семян, обработанных ГК в условиях одной холодной стратификации, и открывание семян, не получивших ГК, но выдержанных 2,5 месяца в тепле, происходит более или менее одновременно. В то же время первые начали прорастать после 3-месячного пребывания на холоде, а вторым для этого потребовалось 4 месяца холода. Не указыва-

ет ли это на способность гиббереллина ускорять процессы, связанные с холодной стратификацией? По-видимому, нет, так как из приведенных данных ясно, что подготовительные процессы «открывания» семян только начинаются в тепле. Завершение их часто происходит уже после перемещения семян на холод. Сокращение времени холодной стратификации в этом опыте, по нашему мнению, свидетельствует лишь об ускорении завершения

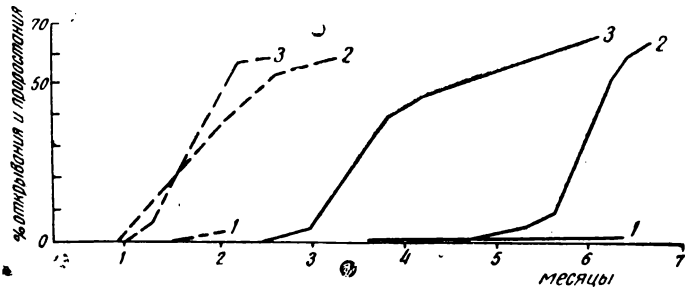


Рис. 4. Ход предпосевной подготовки семян бересклета европейского в зависимости от действия гиббереллина (ГК):
1 — в воде, все время на холоде, *2* — в воде, 2½ месяца в тепле, затем на холоде, *3* — после 5-дневного намачивания в 0,1%-ном растворе ГК, все время на холоде. Пунктир — ход открывания, сплошная линия — ход прорастания.

подготовительных процессов стратификации. В другом опыте была сделана попытка сократить время пребывания семян на холоде путем повторного воздействия ГК на разных этапах холодной стратификации бересклета европейского (рис. 5), как это производилось с семенами других видов. Она не дала положительных результатов.

Итак, гиббереллин стимулирует прорастание семян, характеризующихся относительно неглубоким покоем, связанным со свойствами покровов. Он способен также в той или иной мере нормализовать рост изолированных зародышей глубокопокоящихся семян. Кроме того, гиббереллин с успехом заменяет теплый период стратификации семян бересклета и ему подобных растений, необходимый для начала роста зародыша внутри семени. В то же время гиббереллин не заменяет холодную стратификацию, являющуюся пока единственным условием нарушения глубокого покоя целых семян.

Мы видим, что гиббереллин эффективен в отношении

процессов, связанных с ростом зародыша (в период созревания семян, во время подготовительных изменений теплого этапа стратификации или при выращивании изолированных зародышей). Но он не действует на процессы холодной стратификации, не связанные с ростом.

Изучение условий нарушения и возникновения состояния покоя, а также характера дыхания семян показало, что во время холодной стратификации, по-видимому,

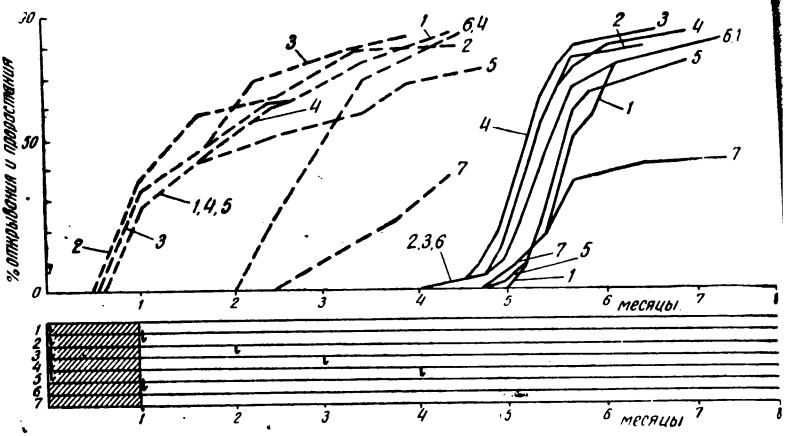


Рис 5. Ход предпосевной подготовки семян бересклета европейского в зависимости от обработки их ГК (0,1%) на разных ее этапах:

Внизу — схема опыта: заштрихованные столбики — время выдерживания семян в тепле, белые — на холоде, стрелками — время обработки их ГК. Номера на кривых соответствуют номерам вариантов на схеме. Пунктир — ход открывания, сплошная линия — ход прорастания семян.

происходит накопление «фактора прорастания» (Николаева, Козлова и Юдин, 1960; Николаева и Каткевич, 1961). Его химическая природа и характер действия пока неизвестны. Однако все говорит за то, что «фактор прорастания» вызывает снижение содержания в семенах ИУК, «ответственной» за состояние физиологической карликовости зародышей. В результате этого нормализуется рост зародышей и семена приобретают способность прорастать. В свою очередь появление у зародышей способности к нормальному росту сопровождается и теснейшим образом связано с накоплением гиббереллинов, которые и обеспечивают рост зародышей.

Появление «гиббереллинового эффекта» под влиянием охлаждения семян при яровизации или стратификации, обнаруженное некоторыми авторами (Чайлахян, Некрасова и др., 1963), скорее всего является не причиной, а результатом снятия торможения роста. После этого в тканях создаются условия образования или активизации гиббереллинов.

В изолированных зародышах разрушение излишков ИУК происходит значительно легче, чем в целых семенах. Кроме того, у них устранен дополнительный механизм торможения (покровы). Этим объясняется большая эффективность ГК в стимуляции их роста.

Многие звенья изложенных здесь представлений еще неясны. Задачей дальнейших исследований является проверка и детализация вопроса о природе фактора прорастания и связи его с ИУК и гиббереллинами.

ЛИТЕРАТУРА

Володин В. И. Действие гиббереллина на прорастание семян некоторых сельскохозяйственных растений. «Ботанический журнал», 1960, № 12, 1787—1794.

Далецкая Т. В. О возможных причинах физиологической карликовости зародышей. «Ботанический журнал», 1963, № 48, 1361—1368.

Косикова П. Г. Прорастание семян некоторых видов сорных и рудеральных растений при обработке их растворами гиббереллловой кислоты различной концентрации. ДАН СССР, 130, 4, 1960, 1922—1924.

Некрасова Т. В. Влияние гиббереллловой кислоты на прорастание семян и рост сеянцев плодовых культур. «Физиология растений», 1960, № 7, 1; 106.

Николаева М. Г. Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. «Ботанический журнал», 1962, № 47, 1823—1835.

Николаева М. Г., Далецкая Т. В. Изучение физиологически активных веществ покоящихся семян. Тр. БИН, сер. IV, Экспер. бот., 16, 1963, 49—62.

Николаева М. Г., Каткевич Ю. Ю. Изучение зависимости дыхания покоящихся семян от температуры. «Физиология растений», 1961, № 8, 42—50.

Николаева М. Г., Козлова Л. М., Юдин В. Г. Изучение вторичного покоя семян. Тр. БИН, сер. IV, Экспериментальная ботаника, 1960, № 14, 138—166.

Николаева М. Г., Юдин В. Г. Действие гиббереллина на прорастание семян древесных растений. ДАН СССР, 1950, 3, 1963, 686—689.

Полевой В. В. Динамика β-ИУК в созревающих и прорастающих семенах кукурузы. ДАН, 124, 3, 1959, 695—698.

Чайлахян М. Х., Некрасова Т. В., Хлопенкова

Л. П., Ложникова В. Н. Роль гиббереллинов в процессах фотопериодизма, яровизации и стратификации растений. «Физиология растений», 1963, № 10, 4, 465—477.

Холодный Н. Г. К вопросу о роли гормонов при прорастании семян. «Советская ботаника», 1935, № 2, 19—38.

Шидловская И. Л. Предпосевная подготовка семян. Итоги науки. «Биологические науки». 1958, № 2, 356—382.

Barton L. V. Some effects of treatment of seeds with growth substances on dormancy. Contr. B. Thomps. Inst., 11, 3, 1940, 229—240.

Barton L. V. Growth response of physiologic dwarfs of Malus Arnoldiana Sarg. te gibberellic acid. Contr. B. Thomps. Inst., 18, 8, 1956, 311—318.

Flemion F. Effect of temperature, light and gibberellic acid on stem elongation and leaf development in physiologically dwarfed seedlings of peach and rhodotypos. Contr. B. Thomps. Inst., 20, 1, 1959, 57—70.

Gray R. A. Breaking the dormancy of peach seeds and crab grass seeds with gibberellin. Pl. phys., 33, Suppl., 1958, XL—XLI.

Luckwill L. C. The hormone content of the seed in relation to endosperm development and fruit drop in the apple. Journ. Pomol. a. Hort. Sci., 24, 1948, 32—44.

Rémy P. Recherches physiologiques sur la maturation de graines d'arbres fruitiers a' noyau. Ann. Amelior. Plantes, 11, 2, 1961, 113—298.

Veh R. und H. Söding. Wuchsstoff und Keimung der Obstbaumkernel. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 55, 1937, 270—278.

Е. А. ШУСТОВА

О ПОКОЕ СЕМЯН ВИШНИ И СЛИВЫ

(Саратовский государственный университет)

По вопросу о сущности покоя семян имеется много различных точек зрения. Ноббе и Генлейн (1887) установили связь между покоем семян и водопроницаемостью их оболочек. Глубина покоя семян зависит и от газопроницаемости семенных покровов. (Крокер, 1950, и др.).

По данным В. И. Пискарева, покровы семян плодовых, в том числе и сливы, оказывают механическое препятствие выходу зародыша. Покой семян может объясняться и замедленностью обмена веществ в клетках запасной ткани семян, в результате чего зародыш ощущает недостаток легко мобилизуемых форм запасных веществ (Крокер, 1950, и др.).

В семенах многих видов растений найдены вещества,

тормозящие их прорастание, (Аксентьев, 1927; Благовещенский, 1951, и др.).

К настоящему времени работами многих авторов выяснено, что сущность покоя семян различных видов растений различна. Предлагается ряд классификаций семян по типам их покоя (Шумилина, 1949; Крокер, 1950; Туркевич, 1952; Николаева, 1959; и др.).

На основании данных литературы, а также собственных исследований покоя семян древесных растений, которые проводились нами с 1949 по 1958 год, мы пришли к следующим выводам.

Покой семян может быть вынужденным и глубоким. Вынужденный покой обусловлен наличием покровов семени и связан с числом слоев кутикулы в плоде и ее толщиной или присутствием в клетках покровов семени тормозителей прорастания. Плотные, покрытые кутикулой семенные покровы могут препятствовать проникновению воды или кислорода к зародышу.

Семена, имеющие только вынужденный покой, прорастают и дают нормальные сеянцы после удаления семенных покровов и без действия пониженных температур (ясень зеленый, дуб черешчатый).

Глубокий покой не зависит от покровов семени, а вызывается или обособлением протоплазмы клеток запасной ткани и зародыша, или наличием большого количества гидрофобных соединений, или низкой активностью ферментов.

Семена, имеющие только глубокий покой, не способны нормально прорастать после удаления семенных покровов без холодной стратификации (липа мелколистная, ясень обыкновенный).

В большинстве случаев глубокий покой сопровождается вынужденным. Тогда семена после удаления покровов прорастают без стратификации, но в дальнейшем из них не вырастает нормально развитых сеянцев (клен остролистный, вишня Владимирская и Обыкновенная).

Покой семян вишни связан с низкой водопроницаемостью семенной кожуры, обособлением протоплазмы клеток эндосперма и зародыша, наличием большого количества жира и липоидов (Шустова, 1958).

М. Г. Николаева (1959) излагает классификацию типов покоя семян, близкую к нашей, но в ней не говорится о семенах плодовых.

Покой семян плодовых культур изучен еще недостаточно. Мы согласны с Ф. Д. Лихоносом (1959), что ни по какому другому вопросу садоводства нет таких противоречивых указаний, как по стратификации семян плодовых. Так, например, В. И. Пискарев (1937) объясняет медленное прорастание семян вишни и сливы механическим сопротивлением эндосперма развивающемуся зародышу. Курындин и др. (1947) указывают, что покровы семян плодовых препятствуют газообмену. Таким образом, по мнению В. И. Пискарева и И. И. Курындина, у семян косточковых имеется только вынужденный покой. Е. З. Окниной (1953) обнаружено обособление протоплазмы в клетках семени вишни. Г. В. Зубарева (1961) считает, что прорастанию семян вишни и сливы мешают не покровы, а отсутствие условий для нормального развития зародыша. Следовательно, исходя из данных Е. З. Окниной и Г. В. Зубаревой, у семян вишни и сливы может иметь место лишь глубокий покой.

Такая противоречивость мнений в литературе требует дальнейшего изучения покоя семян косточковых пород.

В 1949—1956 годах нами проводилось изучение покоя семян ряда древесных культур, в том числе и вишни Владимирской. С 1957 года и по настоящее время по просьбе Саратовского треста плодопитомнических совхозов занимаемся изучением условий поздней (зимней) стратификации семян вишни Обыкновенной и Владимирской и семян сливы Домашней и Скороспелки красной.

В работах 1949—1956 годов нами установлена связь между глубиной покоя семян и некоторыми физиолого-биохимическими показателями состояния семян. Выяснилось, что у семян разных пород глубина покоя связана с различными особенностями.

Нами сделана попытка найти место, которое занимают семена вишни и сливы среди семян других пород по глубине покоя и по физиолого-биохимическому состоянию и анатомическим особенностям (табл. 1).

На основании литературных данных и собственных исследований мы в первой графе табл. 1 расположили породы по скорости прорастания семян, начиная от легкопрорастающих и кончая труднопрорастающими. В графах 2—7 на первой строке перечислены породы, отличающиеся такими анатомо-физиологическими особенностями, которые обычно способствуют ускоренному прора-

Таблица 1

Порядок расположения покоящихся семян некоторых древесных пород по скорости их прорастания и физиолого-биохимическому состоянию

Скорость прорастания	Скорость набухания	Интенсивность дыхания	Толщина кутикулы	Обособление протоплазмы	Липоидная реакция	Тормозители прорастания
1	2	3	4	5	6	7
1. Ясень зеленый	1. Клен	1. Ясень	1. Вишня	1. Ясень	1. Клен	1. Слива
2. Клен остролистный	2. Яблоня	2. Клен	2. Слива	2. Слива	2. Яблоня	2. Вишня
3. Яблоня	3. Ясень,	3. Липа	3. Клен	3. Клен	3. Ясень	3. Ясень
4. Слива	4. Бересклет	4. Слива	4. Липа	4. Яблоня	4. Слива	4. Липа
5. Вишня	5. Слива	5. Вишня	5. Яблоня	5. Вишня	5. Вишня	5. Клен
6. Липа мелколистная	6. Вишня		6. Ясень	6. Липа	5. Липа	
7. Бересклет бородавчатый	7. Липа		7. Бересклет		5. Бересклет	

станию: наибольшей скоростью набухания, наибольшей интенсивностью дыхания, наименьшей толщиной кутикулы, самым слабым обособлением протоплазмы, наименьшим содержанием липоидов, самыми слабыми тормозителями прорастания. Чем ниже находится название той или иной породы, тем менее благоприятно для прорастания состояние ее семян по данному показателю.

Просматривая табл. 1, можно заметить, что покой семян обеих изучаемых пород, по-видимому, связан с низкой скоростью набухания, низкой интенсивностью дыхания, большим количеством жиров и липоидов, а у семян вишни — и очень сильным обособлением протоплазмы (Шустова, 1961).

Медленное набухание семян вишни зависит не от кутикулы, которая здесь оказалась самой тонкой, а от сильного обособления протоплазмы, наличия большого количества гидрофобных соединений и слабой водопроницаемости семенной кожуры. Покровы семян обоих видов имеют низкую газопроницаемость.

Семена сливы занимают в таблице более верхнее положение, что согласуется с их более легким прорастанием, чем у семян вишни.

После удаления семенных покровов семена вишни и сливы прорастают через 4—5 дней без стратификации, следовательно, они имеют вынужденный покой, но из таких семян вырастают не совсем нормальные сеянцы, значит, семена вишни находятся и в состоянии глубокого покоя (Шустова, 1958; 1959).

Особенно глубоким оказывается покой семян после длительного сухого хранения. Для выведения из состояния покоя семян низкого качества мы применяли ряд способов. Наилучшим и простым способом оказалась стратификация в незамерзающей траншее (80—100 *см* глубины) с предварительным заливанием семян на 1 сутки горячей (70°) постепенно остывающей водой. В табл. 2 приводятся некоторые данные из наших опытов последних лет. Здесь можно заметить положительное влияние намачивания семян на их прорастание и всхожесть, однако параллелизма между прорастанием семян и содержанием в них воды не наблюдается. Отсюда возникло предположение, что намачивание семян могло способствовать вымыванию из них тормозителей прорастания.

Таблица 2

Влияние условий стратификации на прорастание и всхожесть семян вишни и сливы

Год опыта	Породы	Состояние семян перед стратификацией	Место стратификации	Срок стратификации в сутках	Прорастание семян в %	Грунтовая всхожесть в %	Содержание воды в семенах в % к абсолютно сухому веществу
1961—1962	Вишня Владимирская	Намоченные	Склад	129	10,0	10,5	—
»	»	Сухие	Траншея	—	0,0	4,2	—
1962—1963	»	Намоченные	Склад	147	0,4	0,0	62,9
»	»	»	Траншея	147	23,9	53,5	53,1
»	»	Сухие	»	147	11,0	49,4	55,4
1961—1962	Слива Скороспелка красная	Намоченные	Склад	129	16,1	7,2	58,9
»	»	»	Траншея	129	57,1	57,9	74,1
»	»	Сухие	»	129	42,5	53,5	73,1
1962—1963	Слива Домашняя	Намоченные	Склад	147	4,9	8,6	86,3
»	»	»	Траншея	147	62,9	45,3	74,8
»	»	Сухие	»	147	67,6	39,5	95,2

Наличие тормозителей прорастания мы определяли по А. В. Благовещенскому (1951), но, подобно Б. Н. Цюрупе и Л. А. Балабановой (1953), вытяжками заливались семена пшеницы. Результаты одного из таких опы-

Таблица 3

Влияние вытяжек из семян сливы Домашней и вишни Владимирской на прорастание семян пшеницы Гордеиформе 432

Из каких семян получены вытяжки	Проросло семян в % через			Средняя длина колеоптиля в *см*	Средняя длина наибольшего корня в *см*
	одни сутки	двое суток	трое суток		
Слива, покоящиеся	31,0	94,0	99,5	1,3	4,7
Слива, стратифицированные .	29,5	96,5	98,5	1,0	3,4
Вишня, покоящиеся	7,0	88,0	96,5	0,7	3,0
Вишня, стратифицированные . .	27,5	92,5	99,0	1,0	2,8
Пшеница	24,0	93,0	97,5	1,2	3,6
Контроль (вода) .	20,0	94,0	99,0	0,7	2,7

тов сведены в табл. 3. Опыт ставился в трехкратной повторности (по 100 штук семян) в июне 1963 года с семенами вишни и сливы урожая 1962 года. Контроль — намачивание семян в воде. По сравнению с контролем торможение прорастания наблюдалось лишь под действием вытяжки из покоящихся семян вишни. Во всех других вариантах заметна даже стимуляция прорастания. При стратификации и у семян вишни тормозители исчезают.

В следующем опыте (табл. 4) использовались семена не только живые, но и убитые за 6 месяцев до опыта (30/XI 1962 г.) и перед началом опыта (2/VII 1963 г.). Семена вишни, убитые 30/XI, почти не оказывали тормозящего действия, по мере хранения оно усиливалось. Семена сливы, наоборот, при хранении теряли способность тормозить прорастание семян пшеницы и приобретали способность стимулировать его. Это стимулирующее действие подавлялось при убивании семян, что указывает на ферментативную природу стимуляции.

Тормозители прорастания, находящиеся в семенах

Таблица 4

Влияние вытяжек из покоящихся (живых и убитых) семян сливы Домашней и вишни Владимирской на прорастание семян пшеницы Гордеиформе 432

Из каких семян получены вытяжки	Проросло семян в % через			Длина колеоптиля в *см*	Средняя длина наибольшего корня в *см*
	одни сутки	двое суток	трое суток		
Слива, живые . .	7,3	99,3	99,3	2,7	5,9
Слива, убитые 2/VII 1963 г. . .	1,3	99,3	100	2,5	5,7
Слива, убитые 30/XI 1962 г. . .	0	98,0	100	2,4	5,7
Вишня, живые . .	0	98,7	100	2,0	4,7
Вишня, убитые 2/VII 1963 г. . .	0,7	96,0	98,7	2,2	4,9
Вишня, убитые 30/XI 1962 г. . .	2,6	96,0	98,0	2,3	5,6
Пшеница, живые	2,6	97,3	99,3	2,7	6,4
Контроль (вода) .	2,6	95,3	98,7	2,4	6,5

вишни и сливы, являются самыми слабыми по сравнению с тормозителями из семян других исследованных нами пород.

Выводы

1. Семена вишни и сливы находятся в состоянии и вынужденного и глубокого покоя.

2. Вынужденный покой семян вишни и сливы зависит от слабой водо- и газопроницаемости семенных покровов.

3. Глубокий покой семян обеих пород связан с большим количеством жиров и липоидов, а у вишни, кроме того, и с сильным обособлением протоплазмы.

4. Семена вишни и сливы содержат очень слабые тормозители прорастания семян пшеницы. При стратификации, а у семян сливы и при сухом хранении, тормозители прорастания исчезают и появляются вещества, стимулирующие прорастание семян пшеницы.

5. Стимуляторы прорастания, содержащиеся в семенах вишни и сливы, носят ферментативный характер, так как они инактивируются при убивании семян.

6. Семена вишни имеют более глубокий покой, чем семена сливы.

ЛИТЕРАТУРА

Аксентьев Б. Н. О влиянии семенных вытяжек на прорастание семян. Журнал Русск. бот. об-ва, т. 12, 1927, № 3.

Благовещенский А. В. О веществах, задерживающих прорастание семян. Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 9, 1951.

Зубарева Г. В. Зависимость прорастания семян вишни и сливы от их покровов, влажности и степени зрелости плодов. Тр. Омского СХИ, т. 43, 1961.

Крокер В. Рост растений. М., ИЛ., 1950.

Курындин И. И. и др. Плодоводство. М., Сельхозгиз, 1947.

Лихонос Ф. Д. О некоторых биологических особенностях семян и сеянцев плодовых деревьев. Бот. журн. АН СССР, т. 44, 1959, № 9.

Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. АН СССР, сер. IV, вып. 13, 1959.

Окнина Е. З. Процесс стратификации семян косточковых и семечковых плодовых растений при прорастании. Тр. ИФР АН СССР, т. 8, 1953.

Пискарев В. И. Влияние покровов семени на прорастание семян плодовых культур. «За мичуринское плодоводство», 1937, № 2.

Туркевич Н. В. Послеуборочное дозревание семян деревьев и кустарников. Науч. зап. Киев. ун-та, т. 2, вып. 3, 1952.

Цюрупа Б. Н., Балабанова Л. А. Влияние водных вытяжек из семян на прорастание. Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 16, 1953.

Шумилина З. К. Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949.

Шустова Е. А. О прорастании семян древесных растений без семенных покровов. Науч. ежегодник СГУ за 1955 г., Саратов, 1958.

Шустова Е. А. К изучению покоя семян древесных растений. Уч. зап. СГУ. Вып. биолого-почв., т. 64, 1959.

Шустова Е. А. Некоторые особенности химического состава и анатомического строения семенных покровов труднопрорастающих семян древесных растений. Изв. высш. уч. зав. «Лесной журнал», 1961, № 2.

С. И. ЕГОРОВА

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕССА СОЗРЕВАНИЯ СЕМЯН ВИШНИ

(Саратовский сельскохозяйственный институт)

Известно, что семена вишни очень трудно прорастают (Пискарев, 1937; Зубарева, 1961). Несомненно, что причины трудного прорастания детерминируются в процессе созревания семени на материнском организме. Между тем вопрос созревания семян вишни изучен недостаточно. Так, в исследованиях Е. З. Окниной и К. А. Ованесяна (1957), Е. З. Окниной и Е. И. Барской (1954)

созревание семян вишни изучалось в связи с переходом их в покой. Авторы отмечают, что к концу созревания понижается содержание нуклеиновых кислот, изменяется углеводный и белковый обмен. Однако до настоящего времени еще не раскрыта полная картина совокупности биохимических процессов созревания семени на материнском организме. В связи с этим нами была проведена работа по изучению изменения обменных процессов при формировании семени вишни. Об изменении обменных процессов мы судили по появлению, распределению и локализации запасных веществ (сахар, крахмал, жир, белок), активаторов и ингибиторов роста (гетероауксин и триптофан), окислительных ферментов (пероксидаза, каталаза) и др.

Объект исследования — семена вишни Владимирской. Наблюдения проводились в 1962—1963 годах в производственном саду совхоза «15 лет Октября» Саратовской области. Пробы брали после массового цветения. Промежуток между пробами — 5 дней. Анализировали свежесобранный и фиксированный материал. В основу исследований были положены гистохимические анализы.

Крахмал определяли с помощью реактива Люголя, жиры — суданом III по Дадди, белки — Миллоновым реактивом, свободные аминокислоты — нингидрином при нагревании, лигнин — флорглюцином с HCl, триптофан — реактивом Ваузена—Фюрта, гетероауксин — реактивом Эрлиха, пероксидазу — гваяколом с H_2O_2 и бензидином с H_2O_2. Помимо этого, проводили количественное определение сахаров по Хагендорн—Йенсену, жира — по Сокслету, пероксидазы — по Баху и Зубковой, каталазы — по Баху и Опарину и газометрическим методом в аппарате Варбурга (Роскин и др., 1957; Иванов, 1946; Вобликова, 1949; Саляев, 1961).

Формирование семян вишни Владимирской на материнском растении в условиях Саратовской области в зависимости от условий года продолжается 40—45 дней. Например, в 1962 году раскрывание цветочных почек началось 20—21 апреля, цветение — 3 мая, массовое цветение 6—9 мая. Формирование и рост зародыша закончились через 30—35 дней после массового цветения. Из табл. 1 видно, что за этот период вес семени возрастает в 10 раз.

Таблица 1

Изменение веса и размера семян в процессе созревания вишни на материнском растении

	19/V 1962	23/V 1962	28/V 1962	8/VI 1962	20/VI 1962
Средний вес одного семени в *мг*	10,1	30,7	84,6	88,0	81,0
Средний размер одного семени по оси в *мм* . .	2,9	4,7	6,9	6,8	6,6
По диаметру .	1,7	3,1	4,9	5,3	4,9

Семя к концу созревания имеет вполне сформированный зародыш, состоящий из двух массивных семядолей, первичного корешка и почечки. Зародыш защищен семенными покровами и эндоспермом.

Покровы состоят из двух слоев клеток. Клетки наружного слоя лигнизированы, внутреннего — заполнены протоплазмой.

Косточка затвердевает одновременно с лигнизацией семенных покровов. Эндосперм многослойный, в халазальной части состоит из 2—4 слоев клеток, в направлении корешка количество слоев клеток в нем увеличивается. Между покровами и эндоспермом, эндоспермом и семядолями находятся зоны, заполненные остатками клеток, в первом случае — нуцеллуса, во втором — эндосперма.

При созревании семени, помимо последовательного формирования зародыша, происходит накопление запасных веществ. Изучение накопления запасных веществ показало, что крахмал обнаруживается только на ранних этапах развития семени. Причем крахмал локализуется в паренхимных клетках интегументов. В это время интегументы буквально забиты зернами крахмала. Уже через 10—12 дней после массового цветения начинается декстринизация крахмала (изменение окраски при действии JJK), что указывает на изменение направленности углеводного обмена. Заканчивается гидролиз крахмала на 20—25-й день после массового цветения (рис. 1). На последующих этапах созревания семени крахмал

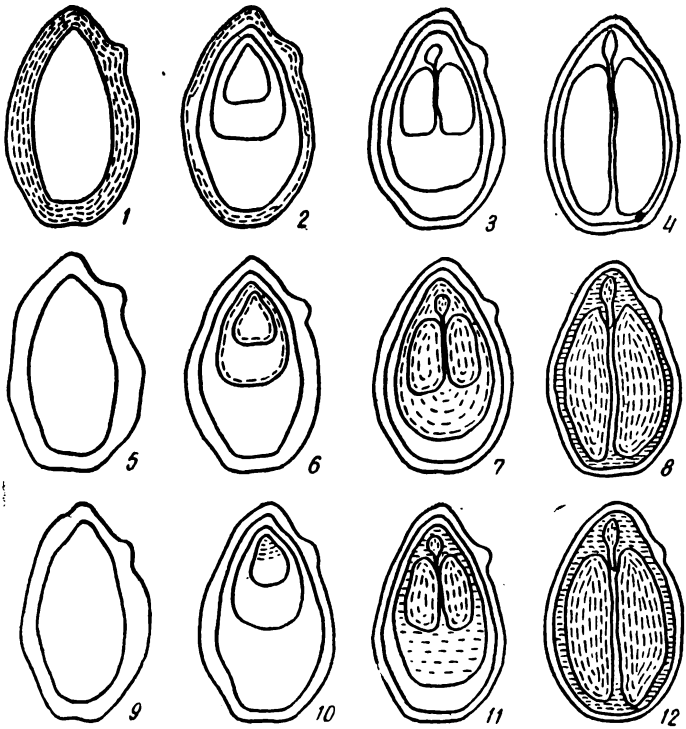


Рис. 1. Распределение сахаров (1—4), жира (5—8), белка (9—12) по частям семени вишни в процессе созревания.

не обнаруживается. Вновь он появляется через большой промежуток времени в наклюнувшихся семенах, прошедших стратификацию.

Таблица 2

Изменение содержания растворимых углеводов в процессе созревания семян вишни (в % к сухому весу)

	10/VI 1962	19/VI 1962	6/VII 1962
Моносахара	6,44	1,80	3,27
Дисахара	2,98	2,00	2,16
Сумма сахаров	9,42	3,80	5,53

Гидролиз крахмала сопровождается увеличением содержания сахаров. Больше всего их накапливается к концу гидролиза крахмала (20—25 день после массового цветения). Затем сахара убывают до конца созревания (табл. 2). Образующиеся при гидролизе крахмала сахара используются на синтез запасных жиров. Мелкораздробленные капельки жира обнаруживаются на 10—12 день после массового цветения в периферийных клетках эндосперма, а впоследствии и в зародыше (см. рис. 1).

Образование жира совпадает с началом гидролиза крахмала. В дальнейшем происходит укрупнение капель жира и увеличение его количества, даже после полного гидролиза крахмала. Следовательно, на поздних этапах развития жир образуется непосредственно из сахаров, притекающих из материнского организма. Свежесобранные семена вишни содержат 44% сырого жира.

Запасные белки впервые появляются на 15—18 день после массового цветения (см. рис. 1). Разновременное появление запасных жиров и белка указывает на то, что образование белков не связано с гидролизом крахмала Запасные белки, очевидно, образуются из аминокислот, притекающих из материнского растения. Действительно, на первых этапах формирования семени наибольшее количество свободных аминокислот обнаруживается в проводящих сосудах покровов семени, через которые идет ток пластических веществ в эндосперм и семядоли (рис. 2). Наибольшее количество свободных аминокислот скапливается в первичном корешке и эндосперме. В этих же органах семени локализуется запасный белок. В конце созревания семян свободные аминокислоты отсутствуют. Питание формирующегося семени готовыми аминокислотами, надо полагать, влияет на качество синтезируемых в семени белков. От них в свою очередь прямо и косвенно зависит способность и готовность семени к прорастанию. Свободные аминокислоты вновь появляются в корешке и редко отстоящих клетках вблизи корешка после месяца стратификации семян.

Одновременно с появлением белков на 15—18 день после массового цветения увеличивается содержание липоидов в халазальной части интегумента. Значит, процессы образования структурных веществ протекают параллельно. Однако белки и липоиды концентрируются

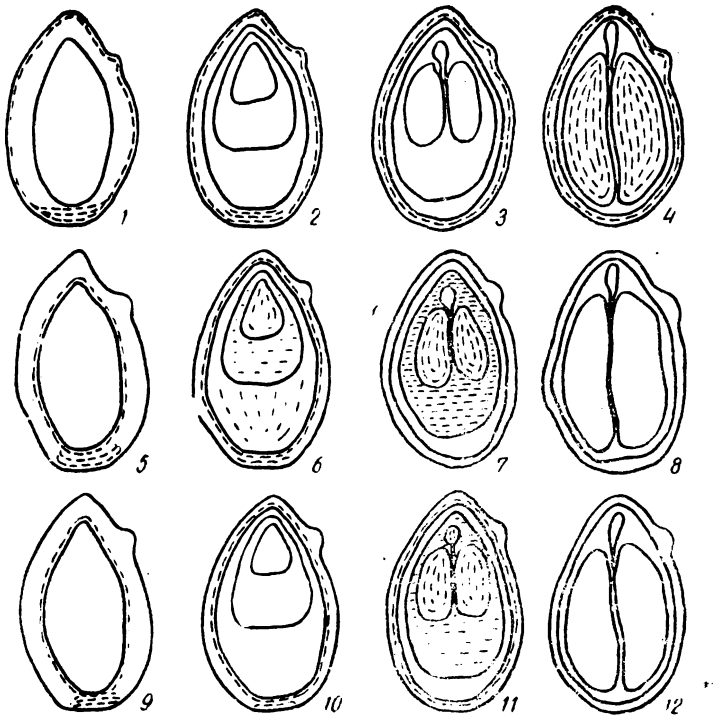


Рис. 2. Распределение триптофана (1—4), свободных аминокислот (5—8), пероксидазы (9—12) по частям семени вишни в процессе созревания.

в разных частях семени, что указывает на их самостоятельную роль в процессе созревания семян вишни, а в последующем — в процессе подготовки к прорастанию. В свежесобранных семенах липоиды концентрируются в отдельных клетках периферийного слоя семядолей. Отсюда следует, что к концу созревания они перемещаются из интегументов. Перемещение липоидов служит, очевидно, одной из причин неспособности семян к прорастанию. Стратификация в течение месяца вызывала увеличение содержания липоидов в корешке. Это лишний раз подтверждает, что локализация липоидов — один из ведущих факторов в подготовке семени к прорастанию.

На фоне превращения запасных и структурных ве-

ществ было интересно проследить за изменением активности окислительных ферментов, с деятельностью которых связано превращение энергии и интенсивность синтетических процессов. Гистохимические наблюдения показали, что по мере формирования семени неуклонно возрастает активность пероксидазы. На первых этапах созревания наибольшей пероксидазной активностью обладают проводящие сосуды покровов семени, выполняющие функцию плаценты. Отсюда понятна такая локализация фермента, поскольку покровам в начале созревания семени принадлежит ведущая роль. В это же время активная пероксидаза обнаруживается в периферических слоях эндосперма, где в первую очередь откладываются запасные вещества и высока интенсивность синтетических процессов. Подтверждением ведущей роли покровов семени служит и своеобразная локализация гетероауксина. На всем протяжении созревания семян он обнаруживается только в покровах.

Пероксидазная активность повышается до 25—30 дня после массового цветения, как раз в период, когда синтетические процессы во всех частях семени протекают с самой большой скоростью. В дальнейшем активность гваяковой пероксидазы падает. В свежесобранных семенах гваяковая пероксидаза не обнаруживается ни гистохимически, ни при количественном определении. Однако в конце созревания появляется бензидиновая пероксидаза, локализованная в первичном корешке и в проводящих сосудах семядолей. Таким образом, интенсивное течение синтетических процессов связано с наличием и высокой активностью гваяковой пероксидазы. Появление же бензидиновой пероксидазы служит показателем окончания процессов созревания и неспособности семени к прорастанию. Мы предполагаем, что готовность семени к прорастанию, помимо всего, связана также с изменением качества пероксидазы. Появление гваяковой пероксидазы при стратификации и является признаком готовности семени к такой перестройке обменных процессов, какая способна обеспечить синтетические процессы.

Одновременно с повышением активности пероксидазы в созревающих семенах происходит возрастание активности каталазы также до 25—30 дня после массового цветения. Затем активность каталазы падает (табл. 3). Это говорит о том, что синтетические про-

Таблица 3

Изменение активности каталазы в процессе созревания семян вишни

	30/V 1962	10/VI 1962	25/VI 1962
Количество $KMnO_4$ в *мл* .	6,6	17,6	7,8

цессы в созревающих семенах обеспечиваются работой как пероксидазных, так и каталазных систем. Поэтому уровень активности каталазы — одно из важнейших условий перестройки обменных процессов и готовности семени к прорастанию. В связи с этим нами было проведено количественное определение активности каталазы по частям свежесобранного семени. Семена вишни дифференцировались на эндосперм + покровы и зародыш. Определение показало, что наибольшей каталазной активностью обладали покровы с эндоспермом, наименьшей — семядоли.

Таблица 4

Активность каталазы по частям свежесобранного семени вишни

Количество O_2 в $см^3$ (мин.)					
Эндосперм	эндосперм / семядоли 1 : 1	эндосперм / семядоли 1 : 2	эндосперм / семядоли 1 : 3	Семядоли	Полное семя
6,5	5,9	3,5	2,4	0,9	0,9

При добавлении вытяжки из семядолей к вытяжке из эндосперма активность фермента подавлялась тем больше, чем выше была концентрация вытяжки (табл. 4). Следовательно, фактор ингибирования каталазной активности располагается в семядолях. Ингибитором каталазной активности, по-видимому, является триптофан. Он образуется в конце созревания на 35—40 день после массового цветения. При этом триптофан локализуется в семядолях. В семенах, стратифицированных в течение месяца, активность каталазы повышается, в первичном корешке появляется также гваяковая пероксидаза.

Сопоставление морфогенеза семени с обменными процессами показывает, что созревание семени вишни происходит поэтапно. В процессе созревания нами выделено четыре этапа:

Первый этап (10—12 дней) — рост нуцеллуса, утолщение косточки. На этом этапе в клетках покрова семени обнаруживается большое количество крахмальных зерен, приток свободных аминокислот и растворимых углеводов в покровах и косточке, где они локализуются, главным образом, в проводящих сосудах. Активная пероксидаза также локализуется в покровах и косточке.

Второй этап (5—8 дней) — дифференциация зародыша. На этом этапе начинается гидролиз крахмальных зерен и уменьшение их количества в клетках, прилегающих к нуцеллусу. В это же время отмечается появление жира в виде мелкораздробленных капелек в периферийных клетках эндосперма и затем зародыша. В месте присоединения семядолей обнаруживается белок. Приток аминокислот продолжается, их находят в клетках зародыша и эндосперма.

Третий этап (15—20 дней) — быстрый рост зародыша за счет исчезающего нуцеллуса и уменьшения массы эндосперма. На этом этапе происходит интенсивное образование запасных веществ — жира и белка, укрупнение капель жира. Количество аминокислот и сахаров падает.

Четвертый этап (5—10 дней) — зародыш сформирован, общий вес семени не увеличивается, изменения запасных веществ не наблюдается, кроме появления в семядолях триптофана. Образование триптофана указывает на изменение характера обмена веществ при переходе семени в состояние покоя.

Итак, основными чертами созревания семени является накопление высокомолекулярных соединений — белка и жира, уменьшение содержания легкоподвижных веществ — сахаров и аминокислот, снижение активности окислительных ферментов.

Качество запасных белков, содержание и расположение липоидов, изменение окислительного режима клеток зародыша определяется совокупным влиянием материнского организма и условиями синтетических процессов, протекающих в самом семени.

Выводы

1. Процесс созревания семян вишни складывается из четырех этапов. Каждый этап характеризуется опреде-

ленными анатомо-морфологическими и физиологическими признаками.

2. На ранних этапах созревания в семенной кожуре семян вишни имеется крахмал. Гидролиз крахмала начинается с 10—12 дня и заканчивается на 20—25 день после массового цветения.

3. Образующиеся при гидролизе крахмала сахара расходуются на синтез жиров, который начинается в периферийных клетках семядолей.

4. Запасные белки образуются на 15—18 день после массового цветения из аминокислот, притекающих из материнского организма. Разновременное появление запасных белков и жиров указывает на то, что образование белков не связано с гидролизом крахмала.

5. В процессе созревания происходит изменение содержания липоидов и их перемещение. В свежесобранном семени липоиды концентрируются в отдельных клетках периферийного слоя семядолей.

6. В процессе созревания семян вишни изменяется окислительный режим клеток семени. До 25—30 дня после массового цветения активность пероксидазы и каталазы неуклонно растет. Затем наблюдается снижение активности ферментов.

7. Снижение каталазной активности происходит за счет появления в семядолях зародыша ингибирующего фактора.

8. Процесс стратификации сопровождается повышением активности окислительных ферментов, гидролитическим распадом белков и перемещением липоидов в первичный корешок.

ЛИТЕРАТУРА

Пискарев В. И. Влияние покровов семени на прорастание семян плодовых культур. «За мичуринское плодоводство», 1937, № 2.

Зубарева Г. В. Зависимость прорастания семян вишни и сливы от их покровов, влажности и степени зрелости. Тр. Омского с.-х. ин-та, т. 43, 1961.

Окнина Е. З., Ованесян К. А. Физиолого-биохимическое изучение семян вишни при созревании и переходе их в покой. «Физиология растений», т. 4, вып. 1, 1957.

Окнина Е. З., Барская Е. И. Многоядерность в клетках семян и почек плодовых культур. Изв. АН СССР, серия биол., 1954, № 5.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. Гос. изд. «Советская наука», 1957.

Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. М., Сельхозгиз, 1946.
Вобликова Т. В. Активность пероксидазы у горных растений западного Тянь-Шаня. Докл. АН СССР, новая серия, т. 68, № 3, 1949.
Саляев Р. К. Быстрый метод гистохимического определения свободных аминокислот в растительных объектах. Бот. журнал, т. 46, 1961, № 8.

К. К. СИМАКИН

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ P^{32} ДЛЯ ОЦЕНКИ СПОСОБОВ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ЯБЛОНИ

(Саратовский сельскохозяйственный институт)

При прорастании семена усиленно поглощают воду и минеральные соли. Весьма интенсивно семена и их проростки поглощают химические вещества (Кирюхин, 1961).

Поглотительную активность семян можно усилить путем предварительной обработки их в растворах ряда физиологически активных веществ. Этим добиваются усиления роста проростков и увеличения урожая сельскохозяйственных культур (Шидловская, 1958; Корнеев, 1962).

Нами изучался вопрос о влиянии предпосевного замачивания семян яблони сибирской в растворах янтарной кислоты и калиевой соли β-индолилуксусной кислоты (ИУК) на их поглотительную активность. Изучение проводилось с помощью радиоизотопа фосфора P^{32}.

Объект исследований — нестратифицированные семена яблони сибирской (Malus baccata L.). Семена до проведения опытов хранили в стеклотаре при температуре 15—20°С, при 40—60% влажности (Курындин и др., 1954).

Семена обрабатывали 0,01—0,0001%-ными водными растворами янтарной кислоты. Семена насыпали в большие пробирки, заливали раствором янтарной кислоты соответствующей концентрации и выдерживали при температуре 18—20°С в течение 1, 24 и 36 часов.

После обработки в указанных растворах семена тщательно ополаскивали в проточной воде (30 секунд). В дальнейшем их помещали на $^1/_3$ по высоте зародышевого корешка в химический стакан, содержащий радиоак-

тивный раствор калиевой соли фосфорной кислоты. Активность в день постановки опыта — 60—90 μC на 500 *мл* раствора. Через 72 часа семена извлекали из раствора с радиоизотопом и промывали в проточной воде (2 минуты). Время выдержки семян в растворе с радиофосфором определяли на основании исследований, проведенных ранее.

Обработку семян в растворах ИУК вели аналогичным методом.

Для определения накопленного P^{32} семена делили на 4 части: верхняя семенная кожура, перисперм, семядоли и зародышевый корешок с почечкой. Эти операции проводили с помощью пинцета на фильтровальной бумаге, в боксе. Выделенные части семян высушивали до постоянного веса при температуре 100—105°С, охлаждали в эксикаторе и взвешивали на аналитических весах. Затем во всех частях семени определяли количество накопленного радиофосфора на установке Б-2 со счетчиком АС-2 (Хмелевская, 1963).

Расчет радиоактивности вели в импульсах в минуту на 100 *мг* абсолютно сухого веса.

Обработка семян в растворах янтарной кислоты (0,01—0,0001%) в течение 1 часа повысила их поглотительную активность, что видно из данных, представленных на рис. 1. Максимальное количество радиофосфора накопилось в семенах при использовании 0,01%-ного раствора (211,0% к контролю).

Семена яблони оказались более отзывчивы на 24-часовую обработку янтарной кислотой при всех заданных концентрациях растворов.

Повторные опыты, проведенные через 6 месяцев, показали ту же корреляционную зависимость усиления поглотительной активности семян от времени обработки и концентрации примененных растворов (рис. 2).

При 24-часовом замачивании наибольшее количество P^{32} поступило в семена, обработанные 0,01—0,05%-ными растворами янтарной кислоты. Уменьшение концентрации раствора до 0,005% снизило активирующий эффект предпосевной обработки.

При увеличении времени обработки до 36 часов в семена поступило меньшее количество радиофосфора, чем при 24-часовой экспозиции. Высокие концентрации раствора янтарной кислоты (0,0—0,05%) ингибировали

поглотительную активность семян яблони. Следовательно, увеличение экспозиции намачивания семян в растворах свыше 24 часов физиологически отрицательно. Однако это присуще только растворам с высокими концент-

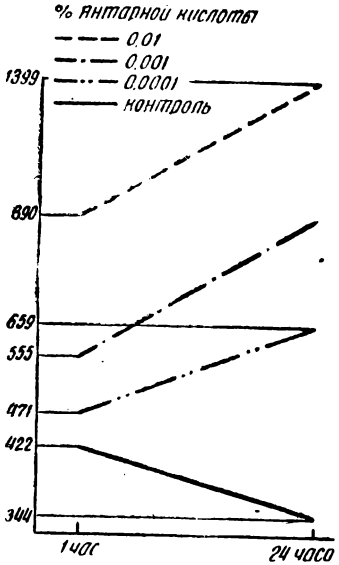


Рис. 1. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах янтарной кислоты в течение 1 и 24 часов на накопление P^{32} в них.

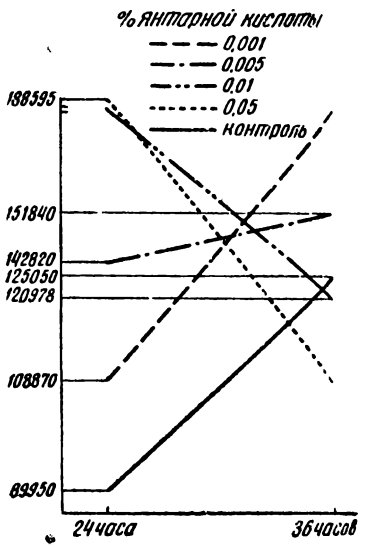


Рис. 2. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах янтарной кислоты в течение 24 и 36 часов на накопление P^{32} в них.

рациями. Так, самая слабая концентрация раствора (0,0001%) несколько активизировала поступление P^{32} в семена и при 36-часовой экспозиции (145,5% к контролю).

В разные части семени (верхняя кожура, перисперм, семядоли и зародышевый корешок) поступает неодинаковое количество радиофосфора (рис. 3). В нашем опыте наибольшее количество P^{32} накопилось в верхних покровах, а наименьшее — в семядолях. Градация распределения радиоизотопа фосфора по частям семени оказалась следующей: верхние покровы → перисперм → зародышевый корешок → семядоли.

По-разному влияют на распределение радиофосфора по частям семени и использованные растворы янтарной кислоты. Максимальное количество P^{32} накаплизается в различных частях семени при обработке семян в 0,01%-ном растворе. Снижение концентрации растворов

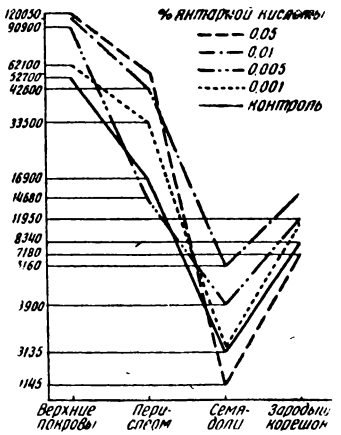


Рис. 3. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах янтарной кислоты в течение 24 часов на распределение P^{32} по частям семени.

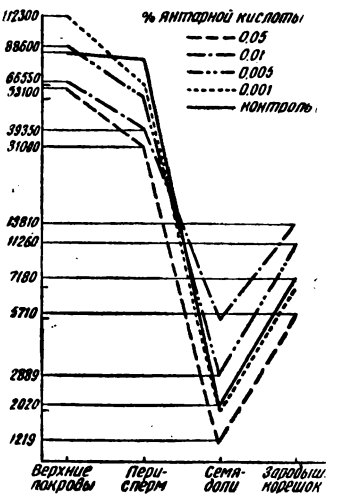


Рис. 4. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах янтарной кислоты в течение 36 часов на распределение P^{32} по частям семени.

до 0,001—0,0005% обусловило меньший стимулирующий эффект. Повышение концентрации раствора до 0,05% усилило поступление радиофосфора в покровы семени и ингибировало его поступление в семядоли и зародышевый корешок.

Увеличение времени предпосевной обработки до 36 часов уменьшило общее накопление радиоизотопа фосфора во всех частях семени при всех примененных концентрациях растворов (рис. 4). 0,05%-ный раствор ингибировал поступление P^{32} в покровы семени. Понижение концентрации раствора до 0,01% при 36-часовом замачивании семян повысило содержание радиоизотопа в семядолях и зародышевом корешке и снизило его по-

ступление в покровы семени. Исключение составил 0,001%-ный раствор, который стимулировал поступление P^{32} в верхние покровы семени (145,5% к контролю).

Таким образом, усиление поглотительной активности разных частей семени наблюдается при применении 0,01—0,05%-ных растворов янтарной кислоты. Наибольшее количество радиофосфора накапливается при использований 0,01%-ного раствора.

Предпосевная обработка семян яблони сибирской в течение 10 минут в 0,005—0,0005%-ных растворах ИУК также стимулирует поглотительную активность семян. Максимальное количество P^{32} накапливается в семенах при использовании 0,0005%-ного раствора (120,5% к контролю). Повышение концентрации раствора до 0,05% ингибировало накопление радиофосфора в семядолях (65,9% к контролю).

Увеличение времени обработки до 6 часов снизило количество радиоизотопа фосфора, поступившего в семена и при замачивании семян в 0,005—0,0005%-ных растворах (рис. 5).

Предпосевная обработка семян в растворах ИУК обусловила такую же градацию распределения радиофосфора по частям семени, как и янтарная кислота.

Максимальное количество радиоизотопа фосфора накапливалось во всех частях семени при использовании 0,0005%-ного раствора ИУК при времени обработки, равном 10 минутам (рис. 6). 0,05%-ный раствор ИУК ингибировал поступление P^{32} в покровы семени и снизил его накопление в семядолях и зародышевом корешке.

Для полевой оценки данных радиоизотопного анализа семена, обработанные в растворах янтарной кислоты и ИУК при наилучших режимах обработки, высевали в школе сеянцев. Наблюдения показали, что предпосевная обработка стимулирует интенсивность ростовых процессов у опытных сеянцев (рис. 7; табл. 1). Максимальный прирост по высоте получен у сеянцев при обработке семян 0,03%-ным раствором янтарной кислоты (151,5% к контролю) и 0,01%-ным раствором ИУК (138,1% к контролю). Наибольшее утолщение стволика мы наблюдали при использовании 0,03%-ного раствора янтарной кислоты (147,0% к контролю).

Таким образом, лабораторное изучение градации распределения P^{32} по частям семени можно использо-

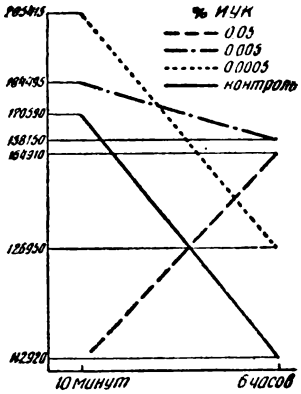


Рис. 5. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах ИУК в течение 10 минут и 6 часов на накопление P^{32} в них.

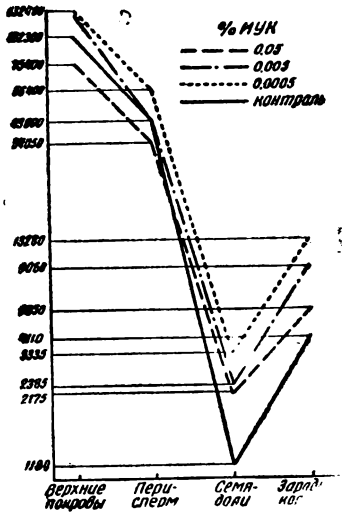


Рис. 6. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах ИУК в течение 10 минут на распределение P^{32} по частям семени.

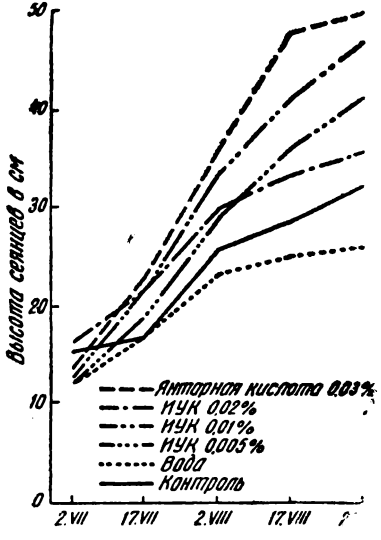


Рис. 7. Влияние предпосевной обработки нестратифицированных семян Malus baccata L. в растворах янтарной кислоты и ИУК на прирост сеянцев.

Таблица 1

Влияние предпосевной обработки семян в растворах янтарной кислоты и ИУК на утолщение стволика сеянцев яблони сибирской

Вариант опыта	1 августа		2 сентября		12 сентября	
	Толщина в *мм*	В процентах к контролю	Толщина в *мм*	В процентах к контролю	Толщина в *мм*	В процентах к контролю
ИУК — 0,005%	4,0	109.5	4,6	102,2	5,0	103,3
— 0,01 % . . .	3,8	97,4	4,4	97,8	4,7	100,0
— 0,02%	3,5	89,7	4,2	93,4	4.5	95.8
Янтарная кислота — 0,03%	4,6	118,0	5,3	118,0	5,5	147,0
Контроль (вода)	4.0	102.5	4,8	106,8	4,8	102,2
Контроль (сухие семена) .	3,9	100,0	4,5	100,0	4,7	100,0

вать для выбора оптимальных вариантов предпосевной обработки семян. Обработка в 0,03%-ном растворе янтарной кислоты и 0,01—0,005%-ных растворах ИУК повышает поглотительную активность семян и интенсивность ростовых процессов.

Выводы

1. Предпосевная обработка семян в растворах янтарной кислоты и ИУК определенных концентраций при оптимальной экспозиции повышает поглотительную активность семян и увеличивает накопление радиофосфора во всех частях семени.

2. Обработка семян в указанных растворах при определенных режимах обработок интенсифицирует ростовые процессы в сеянцах.

3. Изучение градации распределения P^{32} по частям семени помогает выявить оптимальные режимы предпосевной обработки. Это позволяет рекомендовать радиоизотопный метод для выявления оптимальных концентраций и экспозиций при предпосевной обработке семян яблони сибирской в растворах физиологически активных веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Кирюхин Б. П. Влияние химических стимуляторов на прорастание и продуктивность картофеля. «Физиология растений», т. 8, 1961, № 3.

Корнеев П. К. Влияние предпосевной стимуляции на некоторые физиологические процессы и урожай кукурузы. «Физиология растений», т. 9, вып. 5, 1962.

Курындин И. И., Малинковский В. В., Веньяминов А. Н., Белохонов И. В. Плодоводство. М., Сельхозгиз, 1954.

Хмелевская И. И., Каспжик С., Бжеский В. Исследование метаболизма растений изотопными методами. Издание ИЛ, 1963.

Шидловская И. Л. Предпосевная обработка семян. Итоги науки. Сер. «Биологические науки», 2. АН СССР, 1958.

М. Н. КОБЛОВА

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПОКОЯ СЕМЯН СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

(Волгоградский педагогический институт)

Покой предохраняет клубни, семена, плоды и другие органы размножения растений от прорастания в неблагоприятное время года. Явление покоя очень хорошо выражено у семян и плодов дикорастущих растений, в частности сорных. Длительное непрорастание семенных зачатков сорняков играет исключительно важную роль в сохранении вида. Оно определяет растянутое на многие годы прорастание семян в природной обстановке, что создает основную трудность в борьбе с сорняками.

Существует несколько точек зрения на причины, определяющие покой органов размножения. Одни авторы (Бычихина, 1929; Генкель и Окнина, 1948; Бах, Опарин и Венер, 1950) связывают его с химико-биологическими процессами, происходящими в этот период в зародыше и других частях семени. Другие объясняют покой органов размножения содержанием в них веществ, задерживающих прорастание (Аксентьев, 1927; Холодный, 1935; Тетюрев, 1938; Благовещенский, 1951; Новотельнов и Ежов, 1957). Некоторые исследователи основную причину покоя семян видят в водо- и газонепроницаемости плодовых и семенных оболочек. Подчеркивая роль покровов в периоде покоя семенных зачатков, Николаева (1948)

выделяет два типа покоя: а) покой вынужденный, обусловленный влиянием семенных покровов, б) покой органический, связанный или с морфологической недоразвитостью зародыша или с особым физиологическим состоянием его.

Для уяснения причин покоя, зависимости продолжительности его от условий и времени созревания семенные зачатки сорняков собирались нами в течение трех лет (1957, 1958, 1959) в различных местообитаниях и географических широтах. Проращивание проводилось в оптимальных для данного вида условиях в чашках Петри. Для выявления динамики выхода семян из состояния покоя партии семенных зачатков ставились на проращивание в день сбора, следующие партии семян закладывались соответственно через 2, 3, 4, 5 и т. д. месяцев. При прорастании семенных зачатков на 75% и более они считались вышедшими из состояния покоя.

Роль плодовых и семенных покровов в продолжительном покое семенных зачатков изучалась нами у сорняков биологической группы малолетников—группы сорняков с наиболее выраженным покоем семенных зачатков.

Плоды куриного проса (Echinochloa crus galli (L.) Roem et Schult.) и мышея сизого (Setaria glausa P. B.) ставились на проращивание в следующих 4 вариантах: а) зерновки с цветковыми и колосковыми чешуями, б) зерновки без колосковых, но с цветковыми чешуями, в) зерновки без колосковых и цветковых чешуй, г) зерновки с поврежденными в области зародыша оболочками. Опыты показали, что самим зародышам семян период покоя не свойствен (табл. 1).

Таблица показывает, что длительный (8—10 месяцев после сбора) покой семян куриного проса определяется главным образом плодовыми и семенными оболочками, колосковые же и цветковые чешуи лишь удлиняют период покоя.

У щетинника зеленого (Setaria viridis P. B.) основная роль в определении покоя зерновок принадлежит цветковым чешуям. Сам зародыш способен к прорастанию сразу после сбора зачатков.

С плотностью семенных оболочек связано длительное непрорастание семян щириц (Amaranthus retroflexus L., A. albus L.), мари городской (Chenopodium urbicum L.),

Таблица 1

Роль различных покровов зерновок куриного проса в формировании их покоя

Варианты опыта	% проросших семян за период				
	12/X—12/XI 1959 г.	25/XI—25/XII 1959 г.	16/II—16/III 1960 г.	22/IV—22/V 1960 г.	19/VII—19/VIII 1960 г.
Зерновки с цветковыми и колосковыми чешуями .	0	2	6	6	8
Зерновки с цветковыми чешуями	0	1	7	9	22
Зерновки без колосковых и цветковых чешуй . .	42	40	46	58	76
Зерновки с поврежденными оболочками в области зародыша	80	94	—	—	—

мелких черных семян лебеды блестящей (Atriplex nitens Schkuhr), крупных плоско-круглых семян мари белой (Chenopodium album L.), мелких коричневых семян лебеды татарской (Atriplex tatarica L.).

Непрорастание плодов различного типа горца птичьего (Polygonum aviculare L.) определяют неодинаковые причины. Трехгранные плоды горца птичьего в условиях лабораторного хранения в наших опытах обнаружили чрезвычайно продолжительный покой: за 2 года опыта всхожесть их колебалась от 0 до 2%. При нарушении околоплодника плоды этого типа в первый месяц после сбора проросли на 24%, во второй — на 40%, на седьмой — на 72%. Очевидно, трехгранным плодам свойствен покой зародыша продолжительностью 7—8 месяцев. Однако благодаря наличию плотных плодовых оболочек покой их растягивается на целый ряд лет. У плодов второго типа — плоских оливковых — нарушение плодовых оболочек не ускоряет прорастания: им свойствен покой самого зародыша продолжительностью в 10 месяцев.

Таким образом, длительный покой семенных зачатков важнейших сорняков поймы определяется состоянием семенных и плодовых оболочек, нарушение их, как правило, ускоряет прорастание.

Встает вопрос о тех факторах, которые определяют формирование различной продолжительности покоя семян у сорных растений. Ряд отечественных и иностранных авторов отмечает влияние климатических условий на биологические особенности формирующихся семян. Много работ проводилось в этом направлении с культурными растениями (Тамберг, 1951; Попова, 1953), меньше — с сорными (Котт, 1937, 1947).

Семенные зачатки мари белой (Chenopodium album L.) и козлобородника большого (Tragopogon majus Jacq.) собирались нами в течение двух лет (1958 и 1959).

Развитие семян мари белой в 1958 году (за сентябрь, октябрь выпало 15 *мм* осадков) протекало при меньшем, почти в 4 раза, количестве осадков по сравнению с 1959 годом и при более высокой средней температуре. Семенные зачатки 1958 года характеризовались значительно более коротким периодом покоя (табл. 2).

Таблица 2

Процент всхожести семян мари белой сборов 1958 и 1959 гг.

Год сбора	Тип семян	Число месяцев, прошедших после сбора семян				
		0,5	1	4	6	9
1958	Крупные плоско-круглые . .	84	85	90	—	—
	Мелкие круглые	18	30	68	—	49
1959	Крупные плоско-круглые . . .	20	14	16	8	5
	Мелкие круглые	16	32	52	20	33

Период покоя семян козлобородника большого, собранных в засушливом 1958 году, был вдвое короче покоя семян влажного 1959 года.

Поскольку в течение вегетационного периода метеорологические условия не остаются неизменными, то неоднородны и семенные зачатки, образуемые сорняками в различные сроки вегетационного периода. Г. В. Заблуда и В. М. Лебеженинова (1952), Г. В. Заблуда (1954) выявили более длительный период покоя плодов позднего срока созревания у культурных злаков. В отношении сорных растений подобные указания есть для одуванчика лекарственного (Хребтов, 1909; Мальцев, 1936). Как показали наши опыты, у ряда сорных растений, формирующих семена и плоды в течение длительного отрезка ве-

гетационного периода, семенная продукция ранних сроков созревания имеет менее выраженный покой по сравнению с семенами и плодами поздних сроков (щирица запрокинутая, одуванчик лекарственный, цикорий обыкновенный, латук дикий). Однако такая закономерность прослеживается не у всех исследованных видов: семенные зачатки паслена черного и острицы лежачей поздних сроков созревания имели как раз более короткий период покоя. Очевидно, основное значение в данном случае имели не столько сроки созревания семенных зачатков, сколько сочетание климатических факторов, сопутствовавших их формированию.

Зависимость покоя семян от метеорологических условий в период их созревания хорошо прослеживается у крестоцветных с их длинными соцветиями, у которых между созреванием семян в верхних и нижних частях цветоноса проходит до 3 недель. Семена дескурайнии Софии (Descurainia Sophia Webb et Berth.) собирались нами в течение 1958 и 1959 годов, значительно отличающихся метеорологическими данными. В 1958 году формирование семян нижних частей соцветий дескурайнии Софии пришлось на третью декаду апреля — начало мая, когда выпадало много осадков (48,2 *мм*). Во время формирования и созревания семян верхних частей соцветий (2 и 3 декады мая) выпало всего 5,4 *мм*. В результате меняющихся в течение полутора месяцев метеорологических условий на одном растении сформировались разнокачественные семена. Нижние по положению в соцветии семена имели продолжительный покой, он закончился лишь весной следующего года, когда семена дали максимальное за время опыта прорастание в 50—60%. Семена же из верхних частей соцветия осенью в год созревания вышли из покоя. В 1959 году формирование всех семян протекало в условиях крайне ограниченного количества осадков. Все семена имели очень короткий период покоя; осенью, при наличии достаточного количества влаги в почве, они могли прорасти и дать зимующую форму растений.

Можно предполагать, что явление сезонного полиморфизма, наблюдающееся у сорных растений семейства крестоцветных, находится в тесной связи с метеорологическими условиями формирования семян на материнском растении. Если метеорологические условия в

течение этого периода однородны, то и семена образуют только одну форму; в случае 1959 г. — зимующую.

Экологические условия места произрастания сорного растения также накладывают отпечаток на формирование различной продолжительности покоя семян. Проращивание семянок одуванчика лекарственного, собранных одновременно с участков, недостаточно, хорошо и избыточно увлажненных, выявило их разнокачественность. Семянки с участков избыточного увлажнения имели по сравнению с остальными продолжительный период покоя — около 4 месяцев.

Влияние экологического фактора изучалось нами на щирице запрокинутой — сорняке широкой экологической пластичности. 22 августа 1959 года были собраны семена щирицы запрокинутой с участков, орошаемых в течение всего лета, и с участков неорошаемых. Результаты проращивания тех и других семян приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Процент всхожести семян щирицы запрокинутой с поливных и неполивных участков

Характер местообитания	Даты проведения опытов										
	1/IX—1/X 1959 г.	1/X—1/XI 1959 г.	1/I—1/II 1960 г.	1/II—1/III 1960 г.	1/IV—1/V 1960 г.	1/VI—1/VII 1960 г.	1/VII—1/VIII 1960 г.	1/VIII—1/IX 1960 г.	1/X—1/XI 1960 г.	1/XII 1930 г. 1/I 1961 г.	1/I—1/II 1961 г.
Неполивной участок	54	63	51	50	52	50	79	75	74	80	—
Поливной участок	2	24	30	20	23	30	61	46	46	47	63

Прорастание семян щирицы запрокинутой с неполивных и поливных земель существенно отличается. Семена с неполивных участков через два месяца после сбора проросли на 63%, а семена с поливных участков такое прорастание (61%) дали почти через год, когда семена с неорошаемых участков уже вышли из состояния покоя (79% проросших). За 18 месяцев, прошедших после сбора, максимальное прорастание семян с влажных местообитаний равнялось 63%, то есть за полтора года хранения они не вышли из состояния покоя [1]. Поскольку

[1] Для достоверности такого вывода следовало бы проверить жизнеспособность семян. (*Прим. ред.*)

рост и развитие растений обоих типов местообитаний протекали в сходных метеорологических условиях (за исключением влажности), то надо считать влажность фактором, приводящим к более длительному периоду покоя семян, по крайней мере для некоторых сорных видов. Таким образом, в условиях орошения сорные растения формируют семенные зачатки с более продолжительным периодом покоя, что приводит к растянутости прорастания их из почвенных запасов и, следовательно, осложняет борьбу с сорняками при орошении.

Период покоя семенных зачатков должен рассматриваться с учетом географического пункта произрастания сорного растения. Н. Н. Варасова (1956) и М. Г. Николаева (1956) отмечают прямую зависимость между продолжительностью покоя семян некоторых древесных пород и географической зоной их произрастания.

В наших опытах наиболее четко зависимость между продолжительностью покоя семян и географической широтой произрастания растения проявилась у повсеместно распространенного в СССР сорняка щирицы запрокинутой. Зрелые семена этого сорняка собирались 10—20 августа 1959 года в окрестностях Волгограда, Нальчика, Горького и Барнаула.

Наиболее короткий период покоя характерен для семян щирицы запрокинутой, собранных в окрестностях Волгограда: к началу четвертого месяца со дня сбора они полностью вышли из состояния покоя (табл. 4). Наиболее продолжительный период покоя имели семена из окрестностей Нальчика: максимальное прорастание в 49% они дали через 11 месяцев после сбора, в последующие месяцы прорастание снова снизилось. В течение 18 месяцев опыта семена из окрестностей Нальчика не вышли из состояния покоя. Что же касается семян щирицы запрокинутой из окрестностей Барнаула и Горького, то они по продолжительности покоя семян заняли промежуточное положение между крайними группами, но ближе стоят к семенам из окрестностей Волгограда: продолжительность покоя этих семян около 5 месяцев. Анализ метеорологических данных по весенне-летним месяцам для Волгограда и Нальчика показал, что в окрестностях Волгограда с мая по август выпало в два раза меньше осадков, чем в Нальчике. При этом средне-

Таблица 4

Процент всхожести семян щирицы запрокинутой из разных географических пунктов

Даты начала и конца опытов	Пункты сбора семян			
	Нальчик	Волгоград	Горький	Барнаул
1959 г.				
17/VIII — 17/IX	4	0	—	—
24/IX — 24/X	5	26	14	0
24/XI — 24/XII	14	82	75	41
1960 г.				
10/I—10/II	39	77	90	87
10/II—10/III	31	82	74	100
10/III—10/IV	22	62	78	—
14/IV—6/V	35	70	81	—
29/V—29/VI	9	60	85	89
29/VI—29/VII	37	76	92	97
29/VII—29/VIII	49	93	91	99
29/VIII—29/IX	10	74	82	98
29/XI—29/XII	34	—	—	—
1961 г.				
13/II—13/III	40	—	—	—

месячная температура в Волгограде была выше за этот период по сравнению с Нальчиком.

Влияние географического фактора на формирование периода покоя семян отчетливо проявляется и у цикория обыкновенного (Cichorium intybus L.). Как и многим представителям семейства сложноцветных, цикорию обыкновенному свойственно разноплодие (гетерокарпия) в пределах одного растения. Сборы семянок — из центральных и краевых частей корзинок отдельно — производились в окрестностях Нальчика и Волгограда.

Как краевые, так и центральные семянки цикория обыкновенного из Нальчика имели хорошо выраженный покой, продолжительность его для центральных семянок 3 месяца, для краевых — 5 месяцев (табл. 5). Семянки обоих типов из окрестностей Волгограда не имели периода покоя.

Из сорняков, собранных в различных географических пунктах (Волгоград, Нальчик), плоды латука дикого (Lactuca serriola L.) и мышея зеленого (Setaria viridis P. B.) в обоих случаях имели покой одинаковой продолжитель-

Таблица 5

Процент всхожести семян цикория обыкновенного из окрестностей Волгограда и Нальчика

Пункты сбора плодов	Тип семянок	Число месяцев от сбора семянок до начала опытов				
		1	2	3	4	5
Волгоград	Краевые	89	93	—	—	—
	Центральные . .	97	93	—	—	—
Нальчик	Краевые . . .	51	21	67	68	79
	Центральные . .	40	71	91	85	91

ности. Очевидно, у некоторых сорных растений покой семенных зачатков — относительно консервативное свойство. К такому выводу приходит М. Г. Николаева (1956) в отношении семян бересклета.

Из всего сказанного следует, что продолжительность покоя семян и плодов конкретного вида должна рассматриваться с учетом:

а) географического пункта произрастания сорного растения;

б) экологических условий его произрастания;

в) метеорологических условий соответствующего года.

Один и тот же вид сорного растения образует неоднородную семенную продукцию, что зависит от экологических, метеорологических условий произрастания растений и времени созревания семенных зачатков. Очевидно, вследствие этой неоднородности литературные данные по биологии семян некоторых сорных растений оказались противоречивыми.

ЛИТЕРАТУРА

Аксентьев В. Н. О влиянии семенных вытяжек на прорастание семян. Журнал Русского ботанического об-ва при АН СССР, т. 12, 1927, № 3.

Бах А. Н., Опарин А. И., Венер Р. А. Количественные изменения ферментов в зреющих, покоящихся и прорастающих зернах пшеницы. Собрание трудов по химии и биохимии. М., Изд. АН СССР, 1950.

Благовещенский А. В. О веществах, задерживающих прорастание семян. Бюлл. Ботанического сада, вып. 9, 1951.

Бычихина Е. А. Низкая всхожесть дозревающих озимых пшениц и некоторые данные об ее лабораторном выявлении. Изв. Одесского с.-х. ин-та. 3, 1929.

Варасова Н. Н. Особенности семян ясеня обыкновенного различного географического происхождения. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, АН СССР, сер. 4, 11, 1956.

Генкель П. А., Окнина Е. З. О состоянии покоя у растений. Доклады АН СССР, т. IX, № 3, 1948.

Заблуда Г. В. Влияние сроков посева яровых зерновых культур на урожай и посевные качества семян. «Агробиология», 1954, № 3(87).

Заблуда Г. В., Лебеженинова В. М. Особенности прорастания семян яровой пшеницы в зависимости от условий их созревания. Доклады АН СССР, т. LXXXIV, 1952, № 2.

Котт С. А. Методика определения всхожести семян сорных растений. «Химизация социалистического земледелия», 1937, № 9.

Котт С. А. Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. М., Сельхозгиз, 1947.

Мальцев А. И. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. Л., 1936.

Николаева М. Г. Зависимость прорастания семян некоторых зонтичных от состояния покровов зародыша (на примере видов Ferula). Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. АН СССР, сер. 4, вып. 6, 1948.

Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением. «Ботанический журнал», т. XII, 1956, № 3.

Новотельнов Н. В., Ежов И. С. О биологической сущности и химической природе веществ, задерживающих прорастание зерна. «Ботанический журнал», т. XVII, 1957, № 2.

Попова Г. И. Влияние сроков посева яровой пшеницы в Сибири на качество семян. «Агробиология», 1953, № 6.

Тамберг Т. Г. Влияние местоположения семян на растении на их посевные и породные качества. Уч. зап. ЛГУ, сер. бисл., вып. 26, № 139, 1951.

Тетюрев В. А. О веществе, содержащемся в сочных плодах и задерживающем прорастание семян. «Ботанический журнал», т. XXIII, 1938, № 5—6.

Холодный Н. Г. К физиологии прорастания. «Природа», 1935, № 4.

Хребтов А. Примеры прорастания семян сорных растений. Тр. бюро по прикладной ботанике, Спб, 1909, № 10.

А. Л. ПАРШАКОВА

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ЗЕРНОВОК В КОЛОСЕ ПШЕНИЦЫ

(Казанский государственный университет)

Изучением качества семян занимались многие авторы, но работ, освещающих связь между качеством семян и развитием растений из этих семян в фитоценозе, немного, причем и те работы, которые имеются, не являются спе-

циальными исследованиями и лишь попутно затрагивают этот вопрос.

Интересные данные можно найти в работах наших лесоводов. Так, Г. Ф. Морозов в своей книге «Учение о лесе» (1949), описывая опыт с посевом семян ели, показал физиологическую разнокачественность высеянных семян. Совершенно одинаковые по внешнему виду и весу семена дали проростки, сухой вес которых колебался в пределах 40%. Г. Р. Эйтинген (1944) приводит данные, показывающие зависимость характера развития деревьев от веса материнских семян. В опытах Эйтингена высота двухлетних сеянцев сосны колебалась в пределах от 2 до 14 *см*. М. Е. Ткаченко (1952) указывает, что разница в размерах сеянцев, обусловленная величиной семян, сглаживается только к 10—20 годам жизни дерева. Немало интересных данных по вопросу о разнокачественности семян можно найти и в работах наших растениеводов, однако все они почти не затрагивают вопроса о той роли, которую может играть разнокачественность высеянных семян в определении отношений между растениями в посевах. Особое положение занимают работы Г. Б. Ермилова (1950), широко использовавшего данные разных авторов, исследовавших качество семян, для решения вопроса о самоизреживании насаждений и о внутривидовых отношениях в них, и П. Ф. Секуна (1952), использовавшего разнокачественность семян для решения вопроса о внутривидовых отношениях растений.

Учитывая крайнюю недостаточность имеющихся литературных данных для решения вопроса о разнокачественности семян в связи с проблемой о взаимоотношении растений в посевах, автор настоящей работы поставил перед собой задачу: 1) изучить качество семян в пределах одного соцветия — колоса пшеницы Лютесценс 062 и 2) показать, каким образом семена разного качества могут оказывать влияние на взаимоотношения растений в посеве.

Под качеством семян автор понимает их потенциальную жизнеспособность, возможность успешного развития во взрослое растение в соответствующих условиях внешней среды.

Эта потенциальная жизнеспособность определяется в свою очередь множеством более простых, взаимосвя-

занных показателей качества семян морфологического, физиологического и биологического характера.

В настоящей статье при исследовании качества семян взяты только некоторые из этих показателей, а именно: вес воздушно-сухих зерновок, вес зародыша и эндосперма, объем зерновок, толщина покровов и алейронового слоя, влажность, скорость набухания, сосущая сила, энергия прорастания, выживаемость выросших из зерновок растений и некоторые другие показатели.

Исследованию по всем показателям подвергалась каждая зерновка колоса пшеницы с учетом места положения ее в колосе и в колоске.

Работа проводилась в лаборатории кафедры геобота. ники и в полевых условиях на территории Биологической станции Казанского госуниверситета (близ станции Обсерватория Горьковской ж. д.).

А. Морфологические показатели качества семян

Вес зерновок в воздушно-сухом состоянии

Вес зерновок является очень важным показателем их качества. Определяется вес на торзионных весах. Для этого было отобрано 20 хорошо развитых колосьев, содержащих по 16—17 колосков. При сравнении данных, полученных по каждому колосу отдельно, установлено, что закономерности распределения зерен по весу в каждом колосе одни и те же. Это позволяет нам в табл. 1 привести данные только для двух колосьев (№ 1 и № 2).

При рассмотрении табл. 1 можно отметить закономерное изменение веса одноименных зерновок (по порядковому номеру) разных колосков на протяжении колоса, от его основания до верхушки. По весу зерен и количеству зерен в колосках колос пшеницы можно разделить на три неравные части:

Первая (нижняя) часть колоса находится у его основания и включает в себя один или два колоска. Эти колоски содержат обычно не более трех зерен (возможны исключения), причем вес зерен относительно невелик: 25—30 *мг*, редко — больше.

Вторая (средняя) часть колоса включает в себя в на-

Таблица 1

Воздушно-сухой вес зерновок в двух колосьях пшеницы (в *мг*)

№ зерна в колоске	Части колоса																
	1-я		2-я									3-я			4-я		
	№ колоска в колосе																
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII
Колос № 1																	
1	—	26,6	41,5	46,9	49,4	37,2	45,3	41,2	40,0	44,0	36,6	39,4	32,6	37,2	34,8	34,1	31,6
2	—	28,6	48,3	39,3	50,6	45,6	54,5	52,7	49,3	46,5	45,6	42,8	34,8	35,4	29,6	22,5	7,5
3	—	—	31,8	29,8	34,7	41,2	33,5	30,2	29,6	31,8	17,4	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	20,6	25,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Колос № 2																	
1	32,0	44,3	40,2	44,0	44,8	42,6	44,7	40,0	40,6	42,9	39,7	40,9	23,4	26,2	27,6		
2	—	52 2	50,2	54,4	51,8	50,7	53,9	53,4	51,0	46,7	42,7	33,7	25,6	27,1	20,8		
3	—	32,4	38,0	39,1	44,2	42,5	41,7	40,6	31,0	26,8	—	—	—	—	—		
4	—	—	—	29,0	—	26,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

Примечание. В колосе № 2 второй колосок относится ко второй части колоса.

ших примерах 3—11 колоски. Это — лучшая часть колоса. Сюда входят наиболее многозерные колоски (3—5 зерен) с крупными, тяжелыми зернами (от 30 до 50 *мг* и выше). Третья (верхушечная) часть колоса охватывает колоски верхушечные, начиная с 12-го. Колоски двухтрехзерные, вес зерен близок к весу зерен первой части колоса.

Вес почти всех зерен колосков возрастает от первой части колоса примерно до середины второй части, затем начинается падение веса, и оно продолжается почти у всех зерен до самой верхушки колоса (исключение составляет 4-е и 5-е зерна колосков, которые имеют неправильную кривую изменения веса по длине колоса). Меньшая амплитуда колебания веса от основания колоса до его вершины отмечена у первого зерна, наибольшая — у второго. Разница в весе у одноименных (по положению внутри колоска) зерновок разных колосьев гораздо меньше, чем колебания веса зерновок внутри одного колоска, то есть зерновки внутри одного колоса по весу более разнокачественны, чем одноименные зерновки разных колосьев.

При исследовании зерен двадцати колосьев пшеницы можно было отметить, что закономерности в изменении веса зерен четных и нечетных колосков, лежащих на противоположных сторонах стержня колоса, неодинаковы и до некоторой степени независимы друг от друга.

Указанные выше закономерности расположения зерновок разного веса внутри колоса нами проверялись дополнительно на 200 колосьях, и во всех случаях они подтвердились. Зерна 200 колосьев исследовались по фракциям. В одну фракцию объединялись одноименные зерновки всех колосьев. При сопоставлении фракций с крупными и мелкими семенами оказалось, что все крупнозерные фракции, с весом зерновок от 32 до 40 *мг* и более, составляют 65% от общего числа зерен. Можно сказать, что именно эти фракции составляют основную массу даваемых пшеницей зерен.

Вес зародышей зерновок в воздушно-сухом состоянии

Если общий вес зерновки отражает в основном запасы пищи, отложенной в эндосперме семени, то вес зародыша во многом определяет качество будущего расте-

ния, его жизнеспособность. Поскольку вес зародыша невелик и труден для определения, причем разница в весе его часто бывает очень незначительной, при определении веса зародыша мы разделили зерна на 3 фракции:

1) крупные зерна (вторые зерна колосков второй части колоса) весом 40—50 *мг*;

2) средние по весу зерна (30—35 *мг*) из второй и третьей частей колоса;

3) мелкое зерно с верхушкой колосков из четвертой части колоса, весом 15—25 *мг*.

Вес зародыша определялся по указанным фракциям зерен. При взвешивании зародышей оказалось, что чем крупнее зерна, тем крупнее и их зародыши. Коэффициент корреляции между воздушно-сухим весом зерна и весом зародыша равен +1,0. Наибольшая разница в весе зародышей наблюдается у крупных и мелких зерновок, средние по весу зерновки занимают промежуточное положение. Вес зародыша у крупных зерновок в среднем равен 0,6 *мг*, у средних — 0,4 *мг* и у мелких — 0,2—0,3 *мг*. У самого крупного зерна (52 *мг*) вес зародыша больше, чем у самого мелкого (10 *мг*) зерна в 3,5 раза (0,65 и 0,18 *мг*).

При переходе от крупных зерен к мелким уменьшение веса зародыша отстает от уменьшения веса эндосперма. По нашим определениям, у крупных зерен отношение веса эндосперма к весу зародыша равнялось 63,2, а у мелких зерен оно было равным 44,4. В результате запасы пищи в зерне на единицу веса зародыша в мелком зерне были на 30% меньше, чем в зерне крупном. Это обстоятельство безусловно должно сыграть немалую роль в определении развивающихся из зародышей проростков.

Объем зерновок в воздушно-сухом состоянии и удельный вес

Нами были определены объем зерновок по длине колоса, их абсолютный и удельный вес.

Коэффициент корреляции между весом и объемом зерен (v) равен +0,96. Это говорит о том, что расположение зерен в пределах колоса по весу и объему почти полностью совпадает. Коэффициент корреляции между

воздушно-сухим весом зерен и их удельным весом, равный $v = +0{,}31$, указывает на очень слабо намеченную положительную сопряженность этих двух показателей.

Б. Физиологические показатели качества семян

Влажность зерен в воздушно-сухом состоянии

Коэффициент корреляции между весом воздушно-сухих зерен и содержанием в них воды равен $v = -0{,}55$, другими словами, уменьшение воздушно-сухого веса зерен обычно связано с возрастанием процентного содержания в них воды (табл. 2).

Всасывающая способность зерен колоса при суточном замачивании их показана в табл. 3.

Коэффициент корреляции между исходным воздушно-сухим весом зерен и количеством воды, поглощенной зернами за одни сутки, равен $v = +0{,}75$. Крупные зерна поглотили больше воды, чем мелкие. Но если взять процент увеличения влажности их за сутки, учтя при этом и процент первоначальной влажности (до замачивания), то картина будет обратная. Коэффициент корреляции между исходным воздушно-сухим весом зерен и процентным содержанием в зернах воды после суточного намачивания их равен $v = -0{,}57$. Намачивание продолжалось и вторые сутки.

При намачивании процент влажности мелких зерен возрастает быстрее, чем у крупных, в связи с чем первые прорастают быстрее. На вторые сутки намачивания мелкие зерна уже дали проростки, а крупные зерна — только трещину покровов в области зародыша. Представление о длине колеоптиля, длине главного корня и общей длине всех корней проростков, развившихся из зерен колоса в конце двухсуточного их намачивания, дает табл. 4.

Коэффициенты корреляции здесь следующие:

v — вес зерен, x — длина колеоптиля проростка $= 0{,}47$;

v — вес зерен, x — длина главного корня проростка $= 0{,}44$;

v — вес зерен, x — общая длина корней проростка $= 0{,}52$.

Почему же крупные зерна отстают от мелких в прорастании? Причина этого заключается в строении зерен.

Таблица 2

Содержание воды в воздушно-сухих зерновках колоса № 1 в %

Номер зерен в колоске	Номер колоска																
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII
1	—	8,6	8,2	8,3	7,9	7,8	7,7	7,3	7,5	7,3	7,6	7,4	7,9	7,2	6,9	7,3	8,8
2	—	8,4	8,1	8,4	7,9	7,9	7,4	8,5	7,3	7,5	7,4	7,7	8,6	7,6	8,4	8,8	13,3
3	—	—	9,1	8,0	8,0	8,0	8,9	7,1	8,1	7,5	8,0	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	7,7	8,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 3

Количество воды в *мг*, поглощенной зернами колоса пшеницы № 1 за одни сутки

Номер зерен в колоске	Номер колоска																
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII
1	—	11,8	12,6	20,3	20,1	16,1	12,5	10,4	11,7	14,3	18,0	14,1	13,6	13,5	9,9	11,5	9,4
2	—	11,6	13,4	15,7	20,9	13,5	14,7	14,0	15,2	14,5	14,6	14,2	12,9	14,5	14,3	7,3	4,0
3	—	—	11,7	11,6	14,0	14,5	14,0	10,4	9,9	10,2	10,1	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	7,0	9,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 4

Длина колеоптиля (цифры без скобок), главного корня (первая цифра в скобках) и общая длина всех корней проростка в конце двухсуточного замачивания

Номер зерен в колоске	Номер колоска															
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
1	3,5 (8; 17,5)	1,5 (4; 6)	1,0 (5; 8)	0 (0; 0)	1,0 (4; 4)	0 (1; 3,5)	1,0 (1,5; 4)	0 (5,5; 7,5)	0 (0; 0)	0 (5; 7)	2,0 (6; 11)	2,0 (6; 11)	3,0 (8; 19)	1,5 (6; 9)	5,0 (10; 22)	
2		3,0 (9; 14)	2,0 (7; 9)	0 (6; 7,5)	2,0 (2,5; 3,5)	2,0 (1,5; 5)	0 (0,0)	2,0 (7; 12,5)	0 (0; 0)	3,0 (6; 9)	5,0 (7; 19)	3,0 (9; 20)	5,5 (6; 10)	4,5 (8; 19)	0 (7; 12)	
3		3,0 (7; 15)	2,5 (7; 11)	2,0 (8; 11)	2,0 (1; 5)	2,0 (2,5; 5)	1,0 (4; 11)	5,0 (11; 25)	2,0 (7; 10)	5,0 (11; 21)						
4				3,0 (3; 8)		3,0 (4; 12)										

При определении толщины покровов выяснилось следующее:

	Толщина покровов	Толщина алейронового слоя
Крупные зерна (40—50 *мг*)	50,1	56,4
Средние зерна (35—40 *мг*)	48,5	—
Мелкие зерна (20—28 *мг*)	42,9	52,8

Мелкие зерна, обладающие более тонкими покровами и более рыхлым эндоспермом (мучнистая, а не роговидная консистенция, меньший удельный вес), быстрее набухают и быстрее прорастают при увлажнении их дистиллированной водой в лабораторных условиях, хотя проростки при этом получаются менее мощными.

Для того чтобы решить вопрос о том, насколько указанные выше закономерности имеют место в сложных полевых условиях, были поставлены специальные полевые опыты. На делянках сеяли по отдельности зерна с 20 колосьев пшеницы, причем при посеве зерна сохраняли свой номер в колосе и в колоске.

Уже наблюдения за процессом прорастания зерен позволили установить специфику их, определяемую в первую очередь положением их в пределах колоса (табл. 5).

Из этой таблицы видно, что крупные зерна средней (второй) части колоса имеют наибольший процент всхожести и наиболее высокую энергию прорастания.

Таким образом, в полевых условиях получалась картина, обратная той, которую мы наблюдали в условиях лаборатории, где раньше прорастали мелкие зерна. Это противоречие можно объяснить отличиями лабораторных и полевых условий прорастания семян и особенностями самих зерен.

В полевых условиях, в отличие от лабораторных, не всегда благоприятствуют прорастанию семян температура, влажность и аэрация почвы. Почвенный раствор может иметь различную концентрацию растворенных в нем веществ. Чтобы извлечь воду из почвы, зерно должно иметь более высокое осмотическое давление клеточного сока по сравнению с осмотическим давлением почвенного раствора.

Для выяснения осмотических свойств зерен разного размера и веса были заложены опыты по проращиванию зерен в растворах сахарозы разных концентраций с

атмосферным давлением их: 6,70; 14,31; 23,44; 48,40 *атм*.

Результаты опыта с четырехкратной повторностью сведены в табл. 6. Из таблицы видно, что отрицательное влияние повышения концентрации раствора сахарозы сильнее всего сказалось на мелких зернах, лучше перенесли его крупные зерна, средние зерна занимают промежуточное положение. Более высоким осмотическим давлением клеточного сока и можно объяснить более быстрое прорастание крупных зерен в полевых условиях, в почве с высоким осмотическим давлением почвенного раствора. В том случае, когда почва насыщена дождевой водой и не засолена, разницы во времени прорастания крупных и мелких зерен может и не быть.

В. Анализ растений, выросших в полевых условиях из зерен разного веса

Прежде всего учитывалась выживаемость растений, то есть количество растений, сохранившихся к моменту уборки урожая. Из посеянных нами 633 зерен (из 20 колосьев) дали растения с колосьями всего 368 зерен, что составляет 58,1%. Остальные 265 зерен или не проросли, или дали растения, которые погибли на ранних стадиях развития. Из общего количества выживших растений с колосьями на долю растений, выросших из первых зерен колосков, приходилось 137 растений, или 37,2%; из вторых зерен — 166 (45,1%) и из третьих зерен — 65 (17,6%). Таким образом, наибольшее количество растений с колосьями дали вторые зерна колосков (средняя часть колоса), то есть зерна наиболее крупные. В табл. 7 приведены данные выживаемости растений с учетом положения зерен в колосе. Учитывались все сохранившиеся растения с колосом и без колоса.

В табл. 8, 9, 10 приводятся данные, характеризующие растения, выросшие из одноименных зерен 20 колосьев.

Примерно такую же картину можно наблюдать и при рассмотрении таких показателей, как высота и толщина стебля, количество узлов на стебле, коэффициент кущения и длина колоса. Все данные полевого опыта с посевом зерен 20 колосьев позволяют сделать заклю-

Таблица 5

Прорастание различных зерен колоса в полевом опыте

Номер колосков		1			2—9			10—12		
Номер зерен в колосках		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Число высеянных зерен		12	8	5	160	160	160	60	53	15
		Количество всходов								
10 мая	в абс. числах	—	—	—	1	32	—	2	—	—
	в %	—	—	—	0,6	20,0	—	3,3	—	—
12 мая	в абс. числах	1	—	—	40	108	22	10	3	—
	в %	0,8	—	—	25,0	67,5	13,7	16,6	5,6	—
14 мая	в абс. числах	8	4	—	134	151	45	24	11	—
	в %	66,6	50,0	—	83,7	94,3	28,1	40,0	20,7	—
16 мая	в абс. числах	9	4	2	140	151	93	38	27	2
	в %	75,0	50,0	40,0	87,5	94,3	58,1	63,3	50,9	13,3
18 мая	в абс. числах	9	8	3	141	151	108	44	28	5
	в %	75,0	100,0	60,0	88,1	14,3	67,5	73,3	52,8	33,3

Таблица 6

Процент всхожести зерен пшеницы в растворах сахарозы разных концентраций

День прорастивания	Дистил. вода (контроль)			Концентрация сахарозы											
				0,25			0,50			0,75			1,00		
	зерна			зерна			зерна			зерна			зерна		
	крупные	средние	мелкие	крупные	средние	мелкие	крупные	средние	мелкие	крупные	средние	мелкие	крупные	средние	мелкие
2-й	79	77	82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3-й	81	82	84	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4-й	83	94	85	13	33	10	11	12	5	4	1	3	—	—	—
5-й	84	95	88	39	46	22	17	16	12	11	10	6	—	—	—
6-й	84	96	88	65	58	39	26	20	17	19	14	8	—	—	—
7-й	94	97	88	66	60	40	27	21	18	20	15	9	—	—	—
8-й	Всходы не появлялись														
9-															
10-й															

Таблица 7

Выживаемость растений (в %) в зависимости от положения зерен в колосе (полевой опыт с посевом зерен 20 колосьев)

Номер зерен в колоске	Номер колоска												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	в среднем
1	88,0	64,7	41,1	58,8	70,5	58,8	47,0	56,2	62,5	43,7	62,5	78,5	61,0
2	47,0	82,3	82,3	82,3	88,0	76,4	88,8	87,2	81,2	93,7	81,2	42,1	77,7
3	11,7	29,4	41,1	64,7	52,9	29,4	29,4	31,2	31,2	35,7	18,1	9,0	32,0

Таблица 8

Вес надземной массы одного растения в *г* (полевой опыт с посевом зерен 20 колосьев)

Номер зерен в колоске	Номер колоска															
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	в среднем
1	0,924	0,937	1,452	1,178	1,953	1,375	0,728	1,668	1,465	1,274	1,823	1,441	1,566	1,990	0,600	1,35 8
2	0,778	1,511	1,896	1,995	2,162	2,447	2,167	2,226	1,759	1,945	2,168	2,576	0,890	0,870	—	1,667
3	1,044	1,160	1,592	1,328	1,170	1,800	1,817	1,697	0,973	1,220	0,930	0,990	—	—	—	1,31 0

Таблица 9

Средний вес всех зерен колоса одного растения в *г* (полевой опыт с посевом зерен 20 колосьев)

Номер зерен в колоске	Номер колоска														
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XI V	в среднем
1	0,264	0,183	0,465	0,498	0,483	0,246	0,195	0,380	0,162	0,162	0,376	0,270	0,340	0,605	0,330
2	0,278	0,393	0,603	0,514	0,576	0,720	0,525	0,554	0,520	0,458	0,429	0,690	0,155	0,200	0,472
3	0,193	0,270	0,477	0,313	0,312	0,490	0,455	0,295	0,310	0,050	0,250	0,320	—	—	0,315

Таблица 10

Среднее число зерен в колосе одного растения (полевой опыт с посевом зерен 20 колосьев)

Номер зерен в колоске	Номер колоска														
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	в среднем
1	14,7	10,8	19,2	21,0	22,2	14,8	7,0	17,0	17,2	8,7	15,6	12,8	17,6	24,0	15,9
2	14,5	19,6	25,5	21,2	25,2	24,3	23,8	23,4	22,5	19,1	15,4	28,6	11,0	12,0	20,4
3	13,3	14,8	23,7	16,6	14,0	26,0	20,2	14,2	14,5	2,0	14,0	15,0	—	—	15,7

Таблица 11

Влияние разнокачественности высеянных зерен на развившиеся из них растения при разных условиях работы

Дата	Вариант опыта	Общий вес растения в *г*			Вес надземных органов в *г*			Высота растения в *см*			Первый лист					
											Длина в *см*			Ширина в *см*		
		Зерна														
		крупн.	средн.	мелк.	крупн.	средн.	мелк.	крупн.	средн.	мелк.	крупн.	средн.	мелк.	крупн.	средн.	мелк.
4/VI	Контроль	0,128	0,110	0,108	0,100	0,097	0,084	23,1	22,2	21,8	14,0	9,6	10,3	2,9	2,9	2,4
	Предпосевное удобрение	0,158	0,138	0,119	0,130	0,120	0,086	22,9	22,2	23,0	15,0	13,9	11,0	3,4	3,0	2,8
	Полив	0,150	0,140	0,113	0,120	0,110	0,086	25,9	24,7	21,8	16,0	12,8	12,7	4,2	2,9	2,6
12/VI	Контроль	0,377	0,254	0,234	0,281	0,189	0,161	30,1	29,1	26,7	15,8	12,8	11,1	2,9	3,1	2,4
	Предпосевное удобрение	0,400	0,340	0,251	0,350	0,360	0,190	30,9	27,6	29,2	16,8	14,4	13,2	3,2	3,4	2,9
	Полив	0,540	0,383	0,286	0,440	0,308	0,180	38,9	32,2	31,3	21,2	17,9	17,5	4,4	3,9	3,6

чение, что семена более крупные, более тяжелые (средней части колоса) дают и растения более мощные, лучше выживающие в условиях неблагоприятной среды. Качество материнского семени проявляет себя на протяжении всей жизни растения и в той или иной степени сказывается на его урожае.

Г. Полевой опыт с удобрением и поливом

Полевой опыт с применением удобрений и поливом был поставлен для выяснения того, насколько устойчиво сохраняется влияние свойств материнских семян и при изменении условий жизни растений, развивающихся из этих семян.

В табл. 11 приводится цифровой материал, характеризующий некоторые показатели роста растений только для двух сроков наблюдения, а именно 4 июня (через 23 дня после посева) и 12 июня (через 31 день после посева). И, несмотря на это, таблица дает вполне определенный ответ на поставленный вопрос: внесением удобрения и поливом можно добиться лучшего развития всех растений, но нельзя уменьшить зависимость развивающихся растений от качества материнских семян (в нашем случае — высеянных семян). Напротив, в более благоприятных условиях питания и влажности качество семян сказывается на развивающихся из них растениях еще сильнее. Например, при поливе увеличение в весе, по сравнению с контролем, у растений из крупных зерен было в 8 раз больше и у растений из средних зерен в 6 раз больше по сравнению с растениями, выросшими из мелких зерен (соответственно: 159 *мг*, 119 *мг*, 19 *мг*).

Положения, установленные в опытах с удобрением и поливом, полностью подтвердились в опытах по выращиванию пшеницы на пяти разных почвах в кирпичных ящиках размерами $1 \times 1 \times 0{,}3$ *м*. На этих опытах и на опытах по фитоценотической оценке семян сколько-нибудь подробно останавливаться не представляется возможным в этой коротенькой статье, поэтому приходится ограничиваться общими выводами.

Выводы

1. Разнокачественность зерен в пределах одного колоса пшеницы всегда имеет место, причем зерна одного

колоса иногда варьируют (в частности по весу) сильнее, чем одноименные (по положению в колоске) зерна разных растений.

2. Качество зерен сильно зависит от положения их в пределах колоса.

3. Зерна внутри колоса пшеницы по весу и другим свойствам располагаются вполне закономерно, причем между весом зерен и другими их свойствами в большинстве случаев наблюдается четко выраженная сопряженность.

4. Наиболее тяжелые зерна располагаются в нижней половине средней (второй) части колоса. В колосках наиболее тяжелые зерна находятся:

в 1-й (нижней) части колоса — у основания колоска (первое зерно колоска);

во 2-й (средней) части колоса — в средней части колоска (второе зерно колоска);

в 3-й (верхушечной) части колоса — у основания колоска (первое зерно колоска).

5. При посеве в поле качество семян оказывает очень большое влияние на развивающиеся из них растения. Это влияние сказывается в большинстве случаев в течение всей жизни однолетнего растения.

6. Условия жизни (экологические условия) не стирают, а часто усиливают дифференциацию растений, намеченную в семенах. Последнее наблюдается при условиях, благоприятных для развития растений (удобрения, полив, богатая почва и т. д.). В худших условиях дифференцировка растений на основе разнокачественности высеянных семян несколько сглаживается, причем все растения изменяются в худшую сторону.

7. Качество семян оказывает большое влияние на взаимоотношения совместно произрастающих растений как в чистых (одновидовых), так и в смешанных посевах

ЛИТЕРАТУРА

Айзенштат Я. С. Влияние возрастной изменчивости однолетних растений на формирование наследственности потомства. «Общая биология», т. 15, 1954, № 1.

Алпатьев А. В. Урожайность помидоров в зависимости от способа выращивания семян. «Агробиология», 1953, № 2.

Багиров С. Х. Изучение связи зерен с колосом для выделения ценного зерна. Тр. Азербайджанск. с.-х. ин-та, т. 4, 1955.

Богомолов А. М. Использование крупных семян в селекции и семеноводстве ржи. «Селекция и семеноводство», 1951, № 6.

Будков А. Ф. Влияние крупности семян на урожай. «Селекция и семеноводство», 1946, № 9 и 10.

Бычихина Е. О. О соотношении между скоростью прорастания и величиной зерна у озимой и яровой пшеницы. Одесск. с.-х ин-т, 1, 1925—1926.

Голубинский С. К. Влияние размера зерна на урожай зерновых культур. Уч. зап. биолог. ф-та Киргизск. ун-та вып. 8, 1957.

Вареник И. П. Влияние разнокачественности семян и плодов на растения. Тр. Кубанск. с.-х. ин-та, вып. 2, 1955.

Дворянкин Ф. А. В защиту мичуринской теории онтогенеза. Успехи современной биологии, 39, вып. 1, 1955.

Добруков Л. Г. О некоторых положениях теории возрастной цикличности. Успехи современной биологии, 32, вып. 1, 1951.

Довбах А. П. Качество посевных семян и урожайность яровой пшеницы и ячменя в полесье УССР. «Земледелие», 1954. № 4.

Ермилов Г. Б. О взаимоотношениях растений внутри вида. Сборник статей по вопросам мичуринской биологии, 1950.

Зелинский М. А. О формировании и наследственности крупносемянности у пшеницы и ржи. «Селекция и семеноводство», 1952. № 4.

Казарян В. О., Авунджян Э. С. Об изменении градиента питательных веществ в стеблях растений в связи с их развитием. Докл. АН СССР, т. 96, 1, 1954.

Красносельская Т. А. Зависимость быстроты набухания от величины зерна у пшеницы. Тр. по прикладной ботанике, т. 16, вып. 4, 1926.

Курсанов А. Л., Запрометов М. Н. Адсорбирующая способность протоплазмы как фактор, определяющий передвижение азотистых веществ в растении. ДАН, т. 69, 1, 1949.

Леманн Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. Сельхозиздат, 1936.

Литовченко А. Г. Значение крупности семян озимой пшеницы и образование резервного узла кущения и перезимовки растений. Докл. АН СССР, новая сер., т. 55, 2, 1947.

Морозов Г. Ф., Учение о лесе, М.-Л., Гослесбумиздат, 1949.

Мухин Н. Д. Различия в продуктивности семенного потомства с различных частей колоса. «Яровизация», т. 36, 1941, № 3.

Носатовский А. И. Пшеница, 1950.

Овчинников Н. Н., Шиханова Н. М. К вопросу о причинах разнокачественности зерновок пшеницы, сформированных в разных цветках колоска. ДАН СССР, т. 112, № 1, 1957.

Овчинников Н. Н., Шиханова Н. М. Биологическая разнокачественность зерновок, сформированных в разных частях колоса пшеницы. Тр. Одесск. гидромет. ин-та, вып. 11, 1957.

Овчинников Н. Н., Гуляев Е. М. Влияние места формирования яйцеклетки в колосе на скрещивание. ДАН СССР, 32, 4, 1952.

Секалов В. Д. Якість насінія кукурузы з качанів різніх ярусів. Мічурінець, 7, 46, 1953.

Секун П. Ф. Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения у хлебных злаков. Уч. зап. Моск. пед. ин-та, т. 19, вып. 1, 1952.

Семерилова А. Г. О разнокачественности семян огурцов и томатов. «Сад и огород», 1950, № 6.

Тамберг Т. Г. Влияние положения семян на растении на их посевные и породные качества. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 26, 1951.

Таранчук Л. М. Зависимость посевных качеств семян клещевины от местоположения их на растении. «Селекция и семеноводство», 1950, № 5.

Тимофеев Н. Н. Наследование признаков овощных растений в связи с происхождением семян с различных ветвей. Докл. ТСХА, 3, 1946.

Чалык Т. С. Разнокачественность и различная жизненность семян в пределах початка кукурузы. Тр. эксперимен. селекц. станции Кишеневск. с.-х. ин-та, 3, 1955.

Черномаз П. А. Влияние сроков образования семян на качество посевного материала. «Селекция и семеноводство», 1938, № 5.

Эйтинген Г. Р. Лесоводство, 1944.

Якушкин Н. В., Хитров О. В. Об исключении верхушечных зерен из семенного материала овса. Докл. ВАСХНИЛ, 1, 1939.

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ В ФИТОЦЕНОЗАХ

Т. А. РАБОТНОВ

ЗНАЧЕНИЕ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ОПРЕДЕЛЕНИИ УРОЖАЯ, СОСТАВА И СТРУКТУРЫ ЛУГОВЫХ ЦЕНОЗОВ

(Всесоюзный институт кормов)

Луговые растения весьма разнообразны в отношении способов размножения. Их способность размножаться семенами и вегетативным путем существенно изменяется в зависимости от условий произрастания, в том числе от условий, определяемых состоянием ценозов (пронизанность почвы корнями, сомкнутость травостоев), изменяющихся в процессе их развития, и от типа к типу, а в пределах типов (ассоциаций) от года к году в связи с разногодичной изменчивостью (флюктуациями).

Семенное размножение растений на лугах нельзя рассматривать вне зависимости от хозяйственной деятельности человека.

Использование лугов (форма, интенсивность) определяет возможность и выраженность семенного размножения луговых растений, влияя на все, от чего зависит успех семенного размножения растений в ценозах (поступление семян на поверхность луга, потенциальный запас семян в почве, условия их прорастания, приживание всходов).

Семенное размножение растений на лугах сказывается на многих сторонах жизни всего ценоза:

1. Составе и количественном соотношении компонентов ценоза и его структуре.

2. Флюктуациях, обусловленных неравномерностью

поступления семян и приживания всходов, а также особенностями жизненного цикла некоторых видов.

3. При сукцессиях, так как возможность сукцессий обычно определяется внедрением в ценоз новых видов в результате приноса их семян и приживания возникающих всходов. То же происходит при формировании луговых ценозов на новых субстратах или на месте уничтоженных человеком других типов растительности (лесов, кустарников, болот).

4. Повышает жизненность и продуктивность видов, размножающихся вегетативным путем.

В имеющейся обширной литературе значение семенного размножения растений в луговых ценозах наиболее полно освещено в сводной работе И. Д. Богдановской-Гиенеф (1954).

Участие растений, размножающихся семенами, в создании урожая

Выяснение значения семенного размножения растений в определении продуктивности и структуры луговых ценозов связано с большими трудностями, так как:

1. Многие виды растений размножаются и семенами и вегетативным путем, и нередко трудно бывает установить происхождение их особей.

2. Участие особей семенного происхождения в создании урожая нельзя оценивать только по их продуктивности, потому что в процессе своей жизнедеятельности они изменяют среду и влияют (положительно или отрицательно) на продуктивность соседних особей, в том числе и особей вегетативного происхождения.

Для полного представления о значении семенного размножения в определении структуры ценозов нужно знать об участии особей семенного происхождения в создании массы не только надземных, но и подземных органов, что методически недостаточно разработано и весьма трудоемко.

К особям семенного происхождения следует относить возникшие из семян (всходы, ювенильные особи, взрослые, старые и особи в состоянии вторичного покоя), и образовавшиеся из них в результате расчленения (партикуляции). В эту же группу целесообразно включать особи, возникающие из мелких разносимых зачатков («вы-

водковые» почки и проч.), так как их всходы ценотически не отличаются от семенных всходов.

К особям вегетативного происхождения следует относить особи, образовавшиеся из специальных органов вегетативного размножения (корневищ, столонов, корневых отпрысков, клубней, луковиц). Сюда же целесообразно включать особи, образовавшиеся из неспециализированных для вегетативного размножения органов в результате их механического раздробления и перемещения.

Практически очень трудно на значительных площадях (приближающихся к площади выявления) рассмотреть каждую особь и определить ее происхождение. Однако допустим более упрощенный подход — к возникающим из семян относить особи всех видов, размножающихся исключительно или преимущественно семенами (однолетники, многолетние моно- и олигокарпики, а из поликарпиков — стержнекорневые, кистекорневые растения, а также кустовые злаки), а к возникающим вегетативным путем — все виды, размножающиеся преимущественно вегетативно (виды с удлиненными и короткими корневищами, столонами, корневыми отпрысками, с надземными стелющимися укореняющимися побегами).

Используя такой подход, мы определили участие растений, размножающихся исключительно или преимущественно семенами, в урожае двух типов лугов в пойме р. Оки (Дединовская опытная станция пойменного луговодства института кормов), где в течение многих лет проводились опыты с удобрениями и ежегодно определялся состав травостоев методом повидового разбора укосов, взятых с постоянных квадратов (8—10 квадратов на 1 $м^2$).

Один из опытов проводили на склоне от прируслового вала к центральной пойме (заливание неежегодное на 1—3 дня, почвы дерновые, растительность полидоминантная и сменнодоминантная по годам). Наибольшее значение имели мятлик луговой, овсяница луговая, чина луговая, тысячелистник, бодяк щетинистый.

Более подробные сведения об этом участке даны в другой нашей работе (Работнов и Крылова, 1963).

Второй участок расположен на границе прирусловой и центральной поймы; заливание почти ежегодное (8—9 раз в 10 лет) на 3—7 дней. Почвы дерновые. В травостоях вначале преобладали герань луговая и злаки (костер

безостый, пырей ползучий и с 1952 года полевица белая). В результате осеннего паводка в 1952 году и образования ледяной притертой корки при замерзании воды, не успевшей сойти с поверхности луга, герань, а также многие другие виды разнотравья в значительной части отмерли, преобладающими растениями стали полевица белая и пырей ползучий (подробнее см. Работнов, 1955).

Результаты учетов урожая по биологическим группам за 1954—1962 годы на «сухом» лугу представлены в табл. 1. Для сравнения приведены средние данные за период с 1955 по 1962 год для контроля (без внесения удобрений) и для варианта NPK (ежегодное внесение по 60 *кг/га* д. в. N, P_2O_5 и K_2O). Участие в урожае всех биологических групп существенно колеблется по годам (от 1 : 2 до 1 : 25), особенно велики эти колебания у групп растений, размножающихся семенами (кустовых стержнекорневых бобовых 1 : 25; стержнекорневого и кистекорневого разнотравья — 1 : 14; 1 : 12).

Участие в создании урожая растений, размножающихся исключительно или преимущественно семенами, в среднем за 8 лет было 42,7%, с колебаниями по годам от 34,7 до 54,7%. На влажном лугу участие в урожае этой группы растений было соответственно: в первый период— 52,4%, а во второй период — 21,3% (табл. 2). Нарушение ценоза влажного луга в связи с массовым отмиранием герани луговой и других растений привело к увеличению доли участия в урожае вегетативно размножающихся растений. Это было связано с тем, что а) в основном отмерли особи видов, размножающихся исключительно или преимущественно семенами; б) реактивность — способность реагировать на изменившиеся условия — у вегетативно размножающихся растений выражена значительно лучше, нежели у размножающихся преимущественно семенами вегетативно неподвижных растений. То же наблюдается и на других типах лугов — при нарушениях, вызванных различными причинами, несмотря на то, что уменьшение сомкнутости травостоев и пронизанности почвы корнями растений благоприятствует семенному размножению, в частности приживанию всходов. В некоторых случаях периоду массового вегетативного размножения вегетативно подвижных растений вслед за нарушением ценоза предшествует возникновение их особей из семян, имеющихся в почве, это, в частности, относится

Таблица 1

Участие в урожае краткопойменного луга различных биологических групп растений
(по годам и вариантам опыта)

Биологические группы	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	В среднем с 1955 по 1962	
	Без удобрения										NPK
Урожай на 8 $м^2$ в $г$	2141	2783	1700	2980	3151	2450	1300	2350	2070		
	в % от общего урожая										
Злаки	57,2	48,0	25,5	23,4	37,0	49,3	31,6	41,3	37,5	37,2	59,9
Длиннокорневищевые	15,0	12,0	11,0	8,9	8,5	12,2	9,8	6,2	5,4	9,3	25,9
Короткокорневищевые	21,2	16,5	8,4	9,8	13,7	17,4	10,4	15,1	14,0	14,5	14,6
Кустовые	21,0	19,5	6,1	4,7	14,8	19,7	11,4	20,0	18,1	13,4	19,4
Бобовые	19,0	9,2	34,0	30,2	18,0	12,0	14,0	9,6	11,8	17,3	5,5
Длиннокорневищевые	5,8	7,7	14,0	14,2	13,5	10,9	13,2	7,2	9,4	11,5	5,2
Стержнекорневые	13,2	1,5	20,0	16,0	4,2	1,0	0,8	2,3	2,4	5,8	0,3
Надземнополэучие					0,3	0,1	—	0,1			
Разнотравье	23,8	42,8	40,5	46,4	45,0	38,7	54,4	49,1	50,7	45,5	34,6
Корневищевые	6,4	8,5	10,8	10,1	12,6	8,5	10,7	12,3	18,6	9,7	9,7

Продолжение

Биологические группы	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	В среднем с 1955 по 1962	
	Без удобрения										NPK
Корнеотпрысковые	10,3	19,3	15,4	15,3	8,7	5,3	6,5	2,8	4,1	10,0	4,1
Надземноползучие	0,8	0,3	0,2	0,6	2,4	1,8	0,5	1,6	2,1	1,3	0,7
Однолетники	0,8	4,8	2,5	1,3	0,4	1,3	0,1	—	—	1,3	0,1
Многолетние монокарпики	2,6	2,1	3,4	4,7	4,5	3,6	7,2	5,1	2,0	4,4	3,7
Олигокарпики	0,6	1,1	1,6	2,0	0,5	0,2	0,5	0,1	—	0,8	1,8
Стержнекорневые	1,0	3,4	3,2	5,7	5,7	8,3	14,0	11,5	13,5	9,0	9,2
Кистекорневые	1,3	2,3	3,4	6,7	10,2	9,7	14,9	15,7	10,4	9,0	5,3
Всего размножающихся исключительно и преимущественно семенами	40,5	34,7	40,2	41,1	40,3	43,8	48,9	54,7	46,4	43,7	39,8
В том числе:											
Монокарпических	3,4	6,9	5,9	6,0	4,9	4,9	7,3	5,1	2,0	5,7	3,8
Олигокарпических	13,4	2,5	20,9	17,2	4,5	1,2	1,3	2,4	2,4	6,6	2,1
Поликарпических	83,2	90,6	73,2	76,8	90,4	93,9	91,4	92,5	95,6	87,7	94,1

Таблица 2

Участие в урожае влажного луга различных биологических групп растений (в %)

Биологические группы	Периоды наблюдений и варианты опыта			
	1950—1952 гг.		1953—1957 гг.	
	без удобрения	NPK	без удобрения	NPK
Злаки	46,7	65,5	71,0	93,0
Длиннокорневищевые	22,6	25,3	24,0	27,4
Короткокорневищевые	14,3	25,6	41,0	54,9
Поверхностноползучие	8,7	2,0	0,6	1,7
Кустовые	10,8	12,6	5,4	9,0
Бобовые	13,5	4,7	9,1	0,3
Длиннокорневищевые	0,9	0,4	3,8	0,1
Стержнекорневые-кустовые	12,6	4,3	5,3	0,2
Разнотравье	39,8	19,6	19,9	6,7
Длиннокорневищевые	7,1	6,5	7,9	1,2
Корнеотпрысковые	3,5	1,4	0,1	0,2
Поверхностноползучие	0,2	0,2	1,3	1,2
Многолетние монокарпики	—	0,3	—	—
Олигокарпические	1,6	1,6	0,1	0
Стержнекорневые	0,2	0,2	0,2	0,1
Кистекорневые	27,2	19,6	10,3	4,0
Всего размножающихся семенами	52,4	38,6	21,3	13,3
В том числе: Моноолигокарпических растений	12,7	5,5	5,4	0,3
Поликарпических растений	87,3	94,5	94,6	99,7

к лютику ползучему и полевице побегообразующей. Иногда в результате нарушений создаются кратковременные группировки однолетников, например череды трехраздельной.

Приведенные в табл. 1 и 2 данные дают представление о сложности биологического спектра изученных группировок и о решительном преобладании в них поликарпических растений. На сухом лугу участие в урожае монокарпических растений колебалось по годам от 2,0 до 7,3%, а олигокарпических (клевер красный, розовый, борщевик сибирский) — от 1,2 до 20,9%. На влажном лугу участие моноолигокарпических растений резко снизилось после осеннего паводка 1962 года (см. табл. 2).

Цифры, характеризующие участие в урожае растений, размножающихся семенами, в наших опытах относятся к краткопойменным лугам. На лугах с большей длительностью заливания и в особенности с более мощным наилком, где преобладают корневищевые, в частности длиннокорневищевые злаки, участие вегетативно размножающихся растений в создании урожая может достигать 80—90% и даже более*.

Участие в урожае вегетативно размножающихся растений также может быть большим на лугах с травостоями, образованными в основном хвощами и папоротниками, так как эти растения на лугах размножаются исключительно вегетативным путем.

С другой стороны, на многих типах материковых и горных лугов значительно возрастает участие растений, размножающихся семенами. Если в поймах значение семенного размножения увеличивается по мере уменьшения поемности и аллювиальности, то вне поймы оно возрастает от более влажных к более сухим местоположениям. Таким образом, значение семенного размножения в определении урожая лугов хотя и очень различно для разных типов луга, в целом достаточно велико и с ним необходимо считаться в практике луговодства; тем более, что исключительно семенами размножаются многие ценные кормовые растения (клевер красный и розовый, тимофеевка луговая, ежа сборная, овсяница луговая и др.), а также многие луговые сорняки. Семенное размножение имеет важное значение для сеяных лугов, так как они создаются в результате посева семян и лишь в исключительных случаях путем посадки корневищ (свинорой).

Разнообразная деятельность человека имеет огромное значение для семенного размножения растений на лугах. Наряду с приемами использования большое влияние на семенное размножение растений оказывают приемы улучшения, в частности внесение удобрений. В наших

* Иногда здесь возникают ценозы, в которых семенное размножение осуществляется лишь в результате ежегодного приноса семян извне. Примером может быть костровый луг (костер безостый) на низкой террасе в пойме р. Оки близ с. Дединово, где ежегодно откладывается мощный наилок, содержащий большое количество семян, главным образом семян полевых сорняков (мари белой, пастушьей сумки, горца шероховатого и др). Возникающие из семян растения создают своеобразную инвазионную синузию, выраженность и состав которой меняется по годам, в зависимости от количества и состава принесенных семян.

опытах (см. табл. 1 и 2) внесение NPK привело к увеличению абсолютного урожая растений, размножающихся преимущественно семенами, на сухом лугу на 60%, а на влажном — в первый период наблюдений на 30%; во второй период наблюдений их урожай остался неизменным. В то же время урожай растений, размножающихся вегетативным путем, увеличился в значительно большей степени (на обоих типах в 2—$2^1/_2$ раза), что привело к снижению относительного участия в урожае растений, размножающихся семенами.

Эти изменения следует объяснить большей отзывчивостью вегетативно размножающихся растений на азот, чем растений, размножающихся семенами. Кроме того, NPK неблагоприятно влияет на приживание всходов, так как способствует образованию высоких сильноолиственных травостоев и увеличению затенения приземных частей травостоя. Однако, судя по опыту с удобрением луга в Ротамстеде (Англия), длящемуся уже более 100 лет, семенное размножение растений может успешно осуществляться и при ежегодном внесении больших доз NPK. Через 90 лет после начала этого опыта, там, где азот вносился в виде натриевой селитры, растения, размножающиеся семенами (ежа сборная, райграс высокий, одуванчик лекарственный), составляли свыше 50% урожая, а в варианте, где источником азота был сернокислый аммоний, даже свыше 90% в результате разрастания бухарника шерстистого (Brenchley a. Warington, 1958).

Влияние семенного размножения на урожай и соотношение компонентов луговых ценозов

Влияние семенного размножения луговых растений на урожай лугов зависит от биологических свойств видов, размножающихся семенами, и от численности их особей. При этом может происходить увеличение урожая, если растения, возникающие из семян, более полно используют среду, чем окружающие их растения, и если ресурсы среды были неполностью использованы травостоем. Может происходить и снижение урожая, если возникшие из семян растения менее полно используют среду, чем другие виды, и в особенности, если они отрицательно влияют на продуктивность соседних растений. Различия во влиянии семенного размножения отдельных видов на урожай

луга легко установить по результатам подсева их семян. В наших опытах в пойме р. Оки изучался подсев большего числа видов растений. Подсеянные семена многих видов давали массовые всходы, которые хорошо приживались и превращались во взрослые особи. Некоторые виды в результате массового семенного размножения оказывали существенное влияние на урожай и структуру травостоев и на участие в урожае других видов. Особенно большое влияние оказывал подсев погремка (Rhinanthus major), бобовых и зонтичных (Libanotis intermedia, Archangelica officinalis, Heracleum sibiricum).

При массовом размножении погремка (100 и более особей на 1 $м^2$) урожай снижался на 20—25%. Судя по данным учета одного опыта, при этом особенно значительно снижался урожай корневищных бобовых (на 77%), затем злаков (50%), в меньшей степени разнотравья (на 30%). Среди разнотравья отмечены виды (колокольчик скученный, порезник промежуточный, звездчатка злачная, тысячелистник обыкновенный), которые не реагировали отрицательно, и даже виды (бодяк щетинистый), положительно реагирующие на внедрение погремка. Это можно объяснить тем, что погремок не паразитирует на них или очень слабо их поражает, в то же время благоприятствует им, угнетающе действуя на другие растения, которые он поражает в большей степени.

Массовое семенное размножение бобовых, улучшая питание растений азотом, обычно сопровождается увеличением урожая. В опытах, проведенных совместно с Н. П. Крыловой, при подсеве в травостой, не содержащий бобовых, наибольший эффект дал подсев семян люцерны желтой. В среднем за 7 лет опыта подсев люцерны дал увеличение урожая на 12,2 *ц/га,* а при ежегодном внесении фосфорно-калийных удобрений (по 60 *кг/га* P_2O_5 и K_2O) урожай в результате подсева возрос на 25, 2 *ц/га* (по сравнению с вариантом РК без подсева). Увеличение урожая на варианте «подсев люцерны» произошло главным образом в результате разрастания люцерны и частично в результате увеличения урожая злаков и разнотравья. На варианте «подсев люцерны +РК» люцерна разрослась настолько пышно, что уже отрицательно влияла на разнотравье и не оказывала благоприятного влияния на злаки. Таким образом, внесение РК привело к резкому увеличению эффективности

семенного размножения люцерны и к отрицательному влиянию люцерны на другие виды растений.

При массовом семенном размножении люцерны изменилась структура травостоя: увеличилась поверхность листьев с 4,5 $м^2$ до 7,0 $м^2$ на 1 $м^2$ поверхности почвы, изменилось распределение массы надземных органов и листовой поверхности по вертикали.

Иное происходит при внедрении в луговые ценозы моноолигокарпических зонтичных (порезника промежуточного, дягиля лекарственного, борщевика сибирского) в результате подсева или массового обсеменения. Их всходы хорошо приживаются, вегетативная мощность молодых растений из года в год возрастает, и продуктивность может достигать 40—70 процентов от общего урожая, который в результате внедрения зонтичных не снижается или даже несколько возрастает. Однако массовое разрастание зонтичных приводит к резкому снижению продуктивности ряда других видов, в особенности размножающихся вегетативно корневищевых растений (костер безостый, пырей ползучий, лисохвост луговой, мышиный горошек, чина луговая, чихотная трава и др.).

Следовательно, вегетативное размножение растений на лугах не всегда более эффективно, нежели семенное. Изученные зонтичные обладали какими-то свойствами, которые обеспечивали их всходам хорошую приживаемость в сомкнутых травостоях и быстрое увеличение мощности их молодых растений.

Возможно, это связано с их способностью полнее, чем другие виды растений, использовать в качестве источника азота аммиак (Работнов, 1960).

Приведенные примеры дают основание заключить, что семенное размножение луговых растений имеет большое значение не только для урожая луговых ценозов, но и для определения соотношения их компонентов; регулируя естественное семенное размножение и применяя подсев, можно изменять луговые ценозы в нужном направлении.

Необходимы дальнейшие исследования; большой интерес, в частности, представляет изучение подсева различных видов (в том числе инорайонных) для выяснения флористической и ценотической неполночленности луговых ценозов и потенциальной эффективности семенного размножения.

На лугах обычна флористическая и в особенности це-

нотическая неполночленность, что необходимо учитывать при характеристике экологии видов, размножающихся исключительно или преимущественно семенами. Распространение и количественное участие этих видов в ценозах не отражают в полной мере экологии видов, так как их продуктивность зависит не только от условий произрастания, но и от обсеменения. А условия обсеменения в первую очередь определяются формами и интенсивностью использования луга человеком. Малое участие вида в ценозе может быть обусловлено в одном случае неблагоприятными для него условиями произрастания, а в другом — дефицитом его зачатков. Неравномерность обсеменения растений, нередко связанная с приемами сушки травы и уборки сена, является причиной «эпизодической мозаичности» (термин Л. Г. Раменского). Особенности жизненного цикла ряда видов, размножающихся исключительно семенами (монокарпические зонтичные, клевера красный и розовый), обусловливают фитоциклические флюктуации, то есть изменение растительности отдельных типов лугов по периодам лет. Таким образом, семенное размножение луговых растений оказывает влияние не только на урожай и соотношение компонентов, но и на структуру ценозов (распределение массы по вертикали, мозаичность, флюктуации).

Значение семенного размножения при сукцессиях

Этот вопрос мало изучен. Обычно сукцессии сопровождаются внедрением новых, более приспособленных к данным условиям видов, а их внедрение, во всяком случае в его начальной фазе, всегда связано с заносом семян и с семенным размножением. Известны случаи, когда общий ход сукцессии приостанавливается из-за непоступления семян некоторых видов, например, изолированные суходольные лесные поляны не превращаются в белоусники, так как сюда не заносятся семена белоуса.

Значение семенного размножения на лугах, безусловно, меняется в процессе смены одного ценоза другим. В начальные фазы формирования луговых ценозов на месте уничтоженных лесов и кустарников условия для семенного размножения обычно благоприятны (высокая семенная продуктивность, хорошая приживаемость всхо-

дов), лишь при особых условиях, например, в поймах — в местах ежегодного отложения мощного наилка — условия для приживания всходов мало благоприятны. В дальнейшем, по мере увеличения пронизанности почвы корнями и возрастания густоты травостоя, условия для семенного размножения растений ухудшаются — уменьшается семенная продуктивность, увеличивается смертность всходов и ювенильных растений, более длительным становится виргинильный период, в то же время, по-видимому, увеличивается и период жизни особей. Вегетативное потомство в этих условиях имеет преимущество перед всходами, так как оно длительно связано с материнскими растениями, за счет которых питается. Способность растений размножаться вегетативным путем, возможно, и возникла первоначально как приспособление к условиям, в которых всходы плохо приживаются или из-за недостатка пищи, или из-за перекрытия их наилком и проч. Характерно, что паразитные растения на лугах, обеспеченные пищей за счет растений-хозяев (представленные главным образом полупаразитами), размножаются лишь семенами и большинство их однолетники. По мере увеличения задернения и ухудшения условий аэрации условия для вегетативного размножения ухудшаются — образуется меньшее количество корневищ, столонов, корневых отпрысков, сокращается их длина и число особей, возникающих вегетативным путем. В этих условиях размножение семенами, несмотря на огромную смертность всходов и медленные темпы развития молодых растений, может иметь большее значение, чем вегетативное размножение. Это, однако, зависит от биологических свойств преобладающих растений: так, щучники (с щучкой дернистой) характеризуют примерно ту же стадию развития луговых ценозов, что и белоусники (в разных условиях экотопа), но для щучников семенное размножение имеет большее значение, чем для белоусников, поскольку щучка обычно размножается главным образом семенами, а белоус может энергично размножаться вегетативным путем. С нарушением ценозов (метеорологические аномалии, массовое размножение грызунов и проч.) возрастает роль растений, размножающихся вегетативным путем.

То, что значимость вегетативно размножающихся растений возрастает при внесении азотных удобрений, дает

основание полагать, что при нарушении ценозов вегетативному размножению благоприятствует не только и возможно не столько улучшение аэрации, но и улучшение обеспеченности азотом. Изменение значимости семенного и вегетативного размножения растений в процессе смены луговых ценозов количественно не изучено. Представляется интересным проследить изменение состава биологического спектра луговых ценозов в процессе их развития и выяснить значимость для отдельных сукцессионных фаз семенного и вегетативного размножения растений. В связи с этим большой интерес представляет изучение растений, размножающихся на лугах исключительно вегетативным путем. Среди них можно различать 4 группы видов:

1. Растения первичных стадий зарастания новых субстратов — например, хвощ полевой. Заселяя песчаные отмели и затем размножаясь вегетативно в течение десятилетий и даже столетий, он участвует в составе многих ценозов, сменяющих друг друга. По мере увеличения высоты аллювиальной террасы над уровнем воды хвощ может продвигаться по вертикали на высоту до 8—10 метров.

2. Растения лесов и кустарников, на месте которых возник луг (например, вейник наземный).

3. Растения, возникшие из семян в луговом ценозе, но в связи с изменившимися условиями произрастания утратившие способность размножаться семенами в сменивших его ценозах (тысячелистник обыкновенный на некоторых типах лугов).

4. Растения, возникшие из семян в соседних ценозах, а затем проникшие в данный ценоз в результате пространственного перемещения органов вегетативного размножения (бодяк щетинистый, широкое распространение которого на лугах в некоторых поймах, возможно, происходит из очагов, возникающих на месте распаханных лугов).

Первые три типа — реликты былой растительности. Как правило, они угнетены и не образуют генеративных органов, их участие в урожае незначительно. Иногда угнетенные, не образующие генеративных побегов (или образующие их неежегодно) вегетативно размножающиеся растения являются доминантами (например, канареечник в некоторых поймах).

Наличие растений — реликтов былой растительности, размножающихся исключительно вегетативным путем, подтверждает возможность вегетативного размножения в течение длительного периода (в некоторых случаях в течение ста лет или даже в течение нескольких сот лет). Обычную угнетенность растений, длительно размножающихся на лугах вегетативным путем, по-видимому, следует объяснить не только ухудшением условий произрастания, но и увеличением их общего возраста — снижением жизненности в результате старения. Этот вопрос изучен недостаточно. Можно, однако, полагать, что отдельные виды существенно отличаются друг от друга по длительности периода размножения исключительно вегетативным путем без утраты жизненности.

ЛИТЕРАТУРА

Богдановская-Гиенеф И. Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., сер. биол. наук, вып. 34, 1954.

Работнов Т. А. Некоторые данные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол. т. 65, вып. 3, 1960.

Работнов Т. А., Крылова Н. П. Влияние удобрений на бобовые в травостое краткопойменного луга. Бюлл. МОИП, отд. биол. т. 68, вып. 6, 1963.

Brenchley W. E. a. K. Warington. The Park Grass Plots at Rothamsted, 1856—1949, 1958.

КРЫЛОВА Н. П.

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КЛЕВЕРОВ КРАСНОГО И РОЗОВОГО НА ПРИРОДНЫХ ЗАЛИВНЫХ ЛУГАХ В ПОЙМЕ р. ОКИ

(Всесоюзный институт кормов)

Клевер красный (Trifolium pratense) и клевер розовый (Trifolium hybridum) широко распространены на природных заливных лугах. Оба вида в условиях Дединовского расширения Окской поймы, где проводились наши наблюдения (Дединовская опытная станция пойменного луговодства института кормов), развиваются по типу моно- или дикарпичных растений и размножаются в основном семенами.

Распространение клеверов в травостое и их устойчивость по годам в решающей степени зависят от семенного размножения.

Семенное размножение клевера красного и клевера розового (запас семян в почве, семенная продуктивность, урожай и осыпаемость семян, численность всходов) изучались нами в 1959—1963 годах при следующих сроках скашивания:

1. Контроль — основной укос в фазу массового цветения клеверов (1—5/VII) + второй укос.

2. Весеннее подкашивание + основной укос в фазу обсеменения клеверов (28/VII—3/VIII).

3. Раннее скашивание — основной укос в фазу начала бутонизации клеверов (первая декада июня) + второй укос в фазу обсеменения клеверов.

4. Позднее скашивание — основной укос в фазу обсеменения клеверов (25/VII—1/VIII).

На контроле учитывалось количество семян, образовавшихся в основном укосе к моменту цветения большинства головок клеверов.

Изучение семенного размножения по каждому сроку скашивания проводилось при ежегодном внесении фосфорно-калийных удобрений (60 *кг* д. в. на гектар весной вскоре после схода полых вод) и без внесения удобрений.

В соответствии с распространением клеверов по профилю поймы наблюдения проводились за клевером красным на повышенном участке, за клевером розовым на пониженном участке склона от прирусловой поймы к центральной.

Равномерное семенное размножение клеверов в значительной степени определяется запасом их семян в почве.

Для определения запаса семян по каждому варианту опыта выбирался участок площадью 25 $м^2$ (5×5 *м*), на котором из поверхностного слоя почвы (0—5 *см*) в 20-кратной повторности брались почвенные пробы буром диаметром 7,2 *см*. Пробы промывались через сита с диаметром отверстий 0,24 *мм*; из оставшейся в ситах массы после подсушивания отбирались семена клеверов. Почвенные пробы по вариантам опытов «контроль», «весеннее подкашивание», «раннее скашивание» брались на участках после 4 лет проведения опыта; по варианту «позднее скашивание» — после 3 лет проведения опыта.

Определение запаса семян в почве показало, что накопление семян клевера красного и клевера розового прежде всего обусловлено их участием в травостое и изменяется в зависимости от экологических условий и режима использования (табл. 1).

Таблица 1

Запас семян клеверов в почве на природном заливном лугу в пойме р. Оки (число семян на 1 *кв. м*)

Варианты опыта	Повышенный участок		Пониженный участок	
	клевер красный	клевер розовый	клевер красный	клевер розовый
Контроль (основной укос в фазу цветения клеверов+второй укос) . . .	25	175	13	63
То же+$P_{60}K_{60}$	—	38	—	162
Весеннее подкашивание++основной укос в фазу обсеменения клеверов . .	25	137	63	69
То же+$P_{60}K_{60}$	75	262	38	4950
Раннее скашивание (основной укос в фазу бутонизации клеверов+второй укос в фазу обсеменения клеверов)	113	—	—	69
То же+$P_{60}K_{60}$	109	—	—	162
Позднее скашивание (основной укос в фазу обсеменения клеверов) . .	79	197	79	2163
То же+$P_{60}K_{60}$	236	275	39	1652

При ежегодном скашивании травостоя в фазу цветения клеверов независимо от внесения удобрений запас семян клевера розового и в особенности красного небольшой, что подтверждают данные, приводимые Т. А. Работновым (1956).

Накоплению в почве семян клевера красного способствует позднее скашивание основного укоса, особенно при внесении фосфорно-калийных удобрений, а также самообсеменение во втором укосе при раннем скашивании основного укоса. Наибольшее число семян клевера розового обнаружено на пониженном участке по варианту: «весеннее подкашивание с внесением РК» — 4950 на 1 $м^2$. Увеличению запаса семян клевера розового способствует также ежегодное позднее скашивание основного укоса.

Важно отметить, что на обоих участках почти по всем вариантам опыта запас в почве семян клевера розового выше, чем запас семян клевера красного. Этот факт указывает на то, что семенное возобновление за счет запаса семян в почве у клевера розового на окских лугах может происходить более интенсивно, чем у клевера красного.

Главными факторами, определяющими семенное размножение клеверов на природных лугах, являются их семенная продуктивность и урожай семян (Работнов, 1950; Каменецкая, 1948; Алмазова, 1953 и др.).

Для определения семенной продуктивности и урожая семян по каждому варианту опыта учитывался урожай семян от 100 генеративных побегов. После определения среднего веса 100 семян вычислялось число семян на 100 генеративных побегов. Зная среднее число генеративных побегов на каждую особь, среднее число генеративных побегов на 1 $м^2$, можно было вычислить среднюю семенную продуктивность и урожай семян.

Запаздывание сроков созревания семян в связи с неблагоприятными метеорологическими условиями, периодически слабое опыление цветков, деятельность семеедов обусловливают значительные колебания семенной продуктивности клеверов по годам (табл. 2).

Таблица 2

Изменение семенной продуктивности клевера красного и клевера розового в зависимости от режима использования
(число семян на особь)

Варианты опыта	Клевер красный					Клевер розовый				
	1959	1960	1961	1962	1963	1959	1960	1961	1962	1963
Контроль	17	—	6	—	16	44	14	26	—	—
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	27	—	18	—	15	90	68	72	—	—
Весеннее подкашивание . . .	20	—	4	опыт		108	230	24	опыт	
То же + $P_{60}K_{60}$.	20	—	21	закончен		396	324	66	закончен	
Раннее скашивание + обсеменение во 2-м укосе	56	12	14	42	147	224	108	—	78	210
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	60	12	20	39	163	246	90	1	152	360
Позднее скашивание	40	10	7	9	29	158	120	122	93	240
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	40	18	14	2	37	140	84	168	123	414

Установлено, что клевер красный при ежегодном скашивании основного укоса в фазу массового цветения успевает частично обсеменяться лишь в отдельные годы (1959, 1961, 1963 гг.). Колебания по годам семенной продуктивности клевера красного отчетливо выражены и при ежегодном позднем скашивании основного укоса (1959—1962 гг.). Максимальное число семян на особь клевера красного при позднем скашивании не превышает 40 даже в годы, благоприятные для образования семян (1959 г.) и при внесении РК. Положительного влияния весеннего подкашивания на изменение семенной продуктивности клевера красного не замечено. Наибольшая семенная продуктивность клевера красного почти ежегодно отмечалась при обсеменении его во втором укосе после раннего скашивания основного укоса. В среднем за 5 лет семенная продуктивность клевера красного при обсеменении во втором укосе была выше, чем по варианту «позднее скашивание» без внесения удобрений в 2,8 раза, а при внесении $P_{60}K_{60}$ в 2,6 раза.

При обсеменении во втором укосе семенная продуктивность клевера красного также подвержена существенным колебаниям по годам, что, как показали наблюдения, в большей степени объясняется изменением средней семенной продуктивности на генеративный побег, а не уменьшением числа генеративных побегов.

Семенная продуктивность клевера розового при всех изученных режимах использования ежегодно выше, чем семенная продуктивность клевера красного. Колебания по годам семенной продуктивности клевера розового при позднем скашивании проявляются не столь значительно, как у клевера красного. В отличие от клевера красного, клевер розовый нередко успевает частично обсеменяться даже при обычном двуукосном использовании (контроль), что наблюдалось нами в 1959, 1960, 1961 годах.

Следует отметить, что семенная продуктивность клевера розового при двуукосном использовании нередко бывает выше семенной продуктивности клевера красного при позднем скашивании основного укоса или при обсеменении во втором укосе.

Семенная продуктивность клевера розового при весеннем подкашивании и особенно при самообсеменении во втором укосе резко колеблется по годам. Однако весеннее подкашивание, особенно с внесением удобрений,

в отдельные годы (1959, 1960 гг.) стимулирует значительное повышение семенной продуктивности клевера розового. Максимальная семенная продуктивность клевера розового отмечена при «весеннем подкашивании + РК» в 1959 году, а также при позднем скашивании с внесением удобрений в 1963 году.

Урожай семян обоих видов клевера изменяется в зависимости от режима использования более резко, чем их семенная продуктивность (табл. 3) и в наибольшей степени зависит от численности генеративных особей в ценозе.

Таблица 3

Урожай семян клевера красного и клевера розового в зависимости от режима использования
(число семян в среднем на 1 *кв. м*)

Варианты опыта	Клевер красный					Клевер розовый				
	1959	1960	1961	1962	1963	1959	1960	1961	1962	1963
Контроль	102	—	26	—	40	1594	273	233	—	—
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	431	—	9	—	34	725	652	251	—	—
Весеннее подкашивание . .	263	—	4	опыт		940	6909	724	опыт	
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	191	—	28	закончен		7502	5669	2823	закончен	
Раннее скашивание + обсеменение во 2-м укосе	338	19	21	1103	3825	1349	162	—	2422	4312
То же + $P_{60}K_{60}$.	509	63	51	1164	3635	4023	1631	3	1515	9368
Позднее скашивание	78	42	58	4	29	2132	2103	491	463	3837
То же + $P_{60}K_{60}$ . .	674	79	21	1	37	1473	1177	1513	861	4827

Результаты показывают, что, несмотря на колебания по годам, наибольший урожай семян клевера красного может быть получен при обсеменении во втором укосе после раннего скашивания основного укоса, а также при позднем скашивании основного укоса с внесением удобрений. Весеннее подкашивание не повышает урожая семян клевера красного, что объясняется тем, что участие генеративных особей клевера красного в травостое при подкашивании из года в год уменьшается, а появление новых генеративных особей почти не происходит в связи со слабой приживаемостью всходов.

Урожай семян клевера розового так же, как его семенная продуктивность, при всех исследованных режи-

мах использования в несколько раз выше, чем урожай семян клевера красного. Исключения наблюдаются редко и главным образом во втором укосе. Наибольший урожай семян клевера розового получен в 1959 году при весеннем подкашивании травостоя с внесением $P_{60}K_{60}$ — 7500 семян в среднем на 1 $м^2$ и в 1963 году по варианту «раннее скашивание + обсеменение во втором укосе с внесением $P_{60}K_{60}$» — 9368 семян на 1 $м^2$.

При различных режимах использования положительное влияние фосфорно-калийных удобрений на урожай семян клеверов прослеживается не ежегодно и определяется главным образом численностью генеративных особей. Колебания численности генеративных особей по годам с внесением удобрений не устраняются.

Отмечая положительные результаты по обсеменению клеверов во втором укосе при раннем скашивании первого укоса, следует сказать, что основными факторами, способствующими обсеменению клеверов во втором укосе, являются: способность к образованию генеративных побегов после первоначального скашивания и высокое жизненное состояние генеративных особей клеверов во втором укосе. Положительные результаты по обсеменению клеверов во втором укосе дают основание считать правильными приводимые в литературе данные о том, что во втором укосе отмечается более интенсивное пчелоопыление цветков клевера, а также уменьшение повреждаемости семян клеверным долгоносиком (Морозов, 1960; Мирвис, 1959).

Можно предполагать, что определенное значение для опыления цветков клевера красного имеет тот факт, что во втором укосе у большей части растений клевера формируются более мелкие цветки, чем в основном укосе. Известно, что Дарвину принадлежит упоминание о том, что «цветы, появляющиеся после первого укоса красного клевера, немного мельче предыдущих и что именно эти цветы посещаются многочисленными пчелами» («Происхождение видов», 1939, с. 339).

В 1962 году нами было проведено измерение длины венчика у клевера красного и клевера розового в момент основного укоса и во втором укосе (фон РК). Измерялись все цветки в десяти головках каждого вида клевера. Результаты показали, что как средняя, так и максимальная длина венчика (без флага) у клеверов

во втором укосе меньше, чем в первом укосе. Средняя длина венчика (без флага) клевера красного в основном укосе 6,22 *мм*, во втором укосе 3,83 *мм*, у клевера розового соответственно — 2,88 *мм* и 1,99 *мм*.

Большое значение для семенного размножения растений имеет осыпаемость их семян, в частности в период уборки. Предварительные опыты по имитации осыпаемости семян клеверов, проведенные в 1959 и 1960 годах, показали, что при скашивании травостоя в фазу массового цветения клеверов осыпается 20—25% бобиков, при весеннем подкашивании 60—75%, во втором укосе 50—60% [1].

В 1961—1962 годах нами были проведены специальные наблюдения по определению количества осыпавшихся семян клеверов при различных режимах использования. Методика определения числа осыпавшихся семян заключалась в следующем. Травостой сразу после скашивания осторожно, не встряхивая, раскладывали на развернутый на делянке брезент и сушили обычным способом, как на соседних участках луга. Площадь учета 25 $м^2$. Собранные с брезента осыпавшиеся семена после отделения крупных остатков растений раскладывались ровным слоем на бумаге и затем делились на 25 примерно равных частей. Из полученных мелких проб выбирались 3, в которых определялось число осыпавшихся семян клевера красного и клевера розового. Полученное среднее число семян должно было примерно соответствовать среднему числу семян, осыпавшихся на 1 $м^2$.

Результаты опыта показали, что число осыпавшихся семян при двуукосном использовании и даже при позднем скашивании травостоя у клевера красного, независимо от внесения РК, невелико. Осыпаемость семян у клевера розового во всех вариантах опыта, как правило, выше, чем у клевера красного, однако существенно колеблется по годам (табл. 4).

Наблюдавшееся во влажном 1962 году снижение урожая семян при позднем сроке скашивания обусловило также значительное снижение осыпаемости семян клевера. Наибольшее число осыпавшихся семян клевера красного отмечено при самообсеменении во втором укосе, а

[1] Осыпаемость определялась глазомерно по количеству бобиков, осыпавшихся от 100 генеративных побегов клевера при сушке их на бумаге.

Таблица 4

Осыпаемость семян клевера красного и клевера розового
(число семян в среднем на 1 *кв. м*)

Варианты опыта	Клевер красный		Клевер розовый	
	1961—сухой	1962—влажный	1961—сухой	1962—влажный
Контроль	1	—	73	—
То же+$P_{60}K_{60}$	—	—	83	—
Весеннее подкашивание	—	опыт	1166	опыт
То же+$P_{60}K_{60}$	29	закончен	2316	закончен
Раннее скашивание+обсеменение во 2-м укосе	17	150	—	463
То же+$P_{60}K_{60}$	58	167	—	182
Позднее скашивание . .	18	—	224	107
То же+$P_{60}K_{60}$	5	—	708	140

клевера розового — при весеннем подкашивании травостоя.

Для уяснения хода семенного размножения клеверов необходимо было проследить изменение по годам численности их всходов (табл. 5).

Наблюдения за появлением всходов проводились ежегодно перед скашиванием основного укоса на постоянных транссектах площадью 1 $м^2$ (0,2 $м \times 5$ *м*) в двух- и трехкратной повторности. Как и следовало ожидать, появление всходов клеверов на заливных лугах в пойме р. Оки определяется урожаем и осыпаемостью семян.

Семенное размножение клевера красного является наиболее устойчивым по годам при самообсеменении его во втором укосе. При обычном двуукосном использовании (контроль) число всходов клевера розового в среднем на единицу площади примерно в два-четыре раза больше, чем клевера красного. На контроле с внесением РК большая всхожесть клевера розового отмечается еще более отчетливо. По варианту «поздний срок скашивания» увеличение числа всходов клевера розового по сравнению с контролем, независимо от внесения РК, наблюдалось лишь в 1962—1963 годах. В эти же годы при позднем скашивании всходов клевера розового было значительно больше, чем всходов клевера красного.

Наиболее интенсивно семенное размножение клевера розового происходит при весеннем подкашивании и во

Таблица 5

Изменение численности всходов клевера красного и клевера розового в разные годы в зависимости от режима использования (число всходов в среднем на 1 *кв. м*)

Варианты опыта	Клевер красный					Клевер розовый				
	1959	1960	1961	1962	1963	1959	1960	1961	1962	1963
Контроль	4	5	7	6	10	16	21	17	12	6
То же + $P_{60}K_{60}$	—	8	1	2	2	20	13	23	18	—
Весеннее подкашивание	13	16	4	последействие[1] 17	опыт закончен	23	18	25	последействие[1] 180	опыт закончен
То же + $P_{60}K_{60}$	33	14	3	последействие 4	»	54	167	148	последействие 819	»
Раннее скашивание + обсеменение во 2-м укосе	54	71	32	28	14	36	33	312	171	81
То же + $P_{60}K_{60}$	29	85	50	49	17	62	51	270	367	93
Позднее скашивание	наблюдений не проводилось		11	3	—	наблюдений не проводилось		8	90	13
То же + $P_{60}K_{60}$	»		6	—	—	»		9	76	5

[1] Удобрение вносилось в предшествующем году.

втором укосе. Так, в 1961 году число всходов по варианту «весеннее подкашивание + РК» примерно в 6 раз превышало число всходов по варианту «контроль + РК», а по варианту «раннее скашивание + обсеменение во 2-м укосе + РК» число всходов было почти в 12 раз больше, чем на контроле с внесением РК.

Проведенные наблюдения позволяют сделать следующие выводы:

1. Число опадающих на поверхность почвы семян клеверов при обычном двуукосном использовании бывает значительным лишь в редкие годы, причем успевает обсеменяться главным образом клевер розовый;

2. Семенная продуктивность и урожай семян клевера красного значительно колеблются по годам даже при позднем скашивании основного укоса; положительные результаты получены при самообсеменении клевера красного во втором укосе после раннего скашивания, что обусловливает определенную устойчивость его семенного размножения при этом режиме использования.

3. Клевер розовый дает наибольшее количество семян по варианту «весеннее подкашивание +РК», но хорошо обсеменяется при позднем скашивании основного укоса и во втором укосе после раннего скашивания основного укоса.

4. В соответствии с урожаем семян и их осыпаемостью на лугах в пойме р. Оки семенное размножение клевера розового происходит более интенсивно, чем клевера красного.

ЛИТЕРАТУРА

Алмазова Д. И., Работнов Т. А. К биологии щавеля конского. Бюлл. МОИП, т. 58, вып. 6, 1953.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., т. 3, 1939.

Каменецкая И. В. Влияние метеорологических условий на семенное возобновление травянистых растений Стрелецкой степи. Бюлл. МОИП, т. 54, вып. 4, 1949.

Мирвис Д. А. Какой укос у двуукосного клевера следует оставлять на семена. Тр. Ганусовской опытн. станции, вып. 1, 1959.

Морозов С. Ф. О получении семян клевера во втором укосе. «Агробиология», 1960, № 6.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, вып. 6, 1950.

Работнов Т. А. Некоторые данные о содержании всхожих семян в почвах луговых сообществ. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». Изд. АН СССР, 1956.

З. М. НАЗИРОВА

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ЕСТЕСТВЕННОМ СЕМЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ПОД ПОЛОГОМ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ РАВНИННОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

(Башкирский государственный университет)

Указание о возможности естественного семенного возобновления под материнским пологом дубрав относится к началу XX столетия (Корнаковский, 1904; Хитрово, 1907; Гурзовский, 1909, и др.). В настоящее время в литературе имеется немало работ о биологических особенностях дубового самосева, о состоянии естественного возобновления дубрав европейской части СССР. Состояние естественного семенного возобновления дубрав под пологом леса является показателем как семенной продуктивности их, условий внутренней среды фитоценоза, лесорастительных условий, так и показателем потенциальной возможности воссоздания высокоствольных насаждений.

Литература не дает геоботанических данных по дубравам равнинного Предуралья, расположенного в пределах Башкирской АССР, а также данных о состоянии естественного семенного возобновления под материнским пологом их. Работа Крайнева (1951) носит в основном общий характер. Учитывая это, мы поставили перед собой цель дать предварительные сведения о семенном возобновлении под пологом широколиственных лесов по материалам, полученным в ходе геоботанических экспедиций Башкирского и Казанского университетов в 1960—1963 годах в пределах равнинного Предуралья Башкирской АССР.

Равнинное Предуралье расположено по левобережью р. Белой. Здесь по Белебеевской возвышенности, северным отрогам Общего Сырта, увалистому Прибелью проходит лесостепная зона, Уршака-Ашкадарская низменность относится к степной зоне. В лесостепной части Предуралья годовое количество осадков равно 400—500 *мм*, при движении к юго-западу наблюдается уменьшение осадков, средняя температура февраля 14—14,6°, июля 19—20°, годовая +2,11— +3,02°.

Под лесопокрытыми территориями наиболее типичными являются сформированные на пермских отложениях серые и коричневые лесные почвы. Значительные терри-

тории на юго-западе лесостепи заняты карбонатно-перегнойными почвами. Реже встречаются деградированный чернозем, дерново-глеевые и другие почвы.

Обусловленная расчлененностью рельефа и значительной протяженностью с севера на юг пестрота климатических и почвенных условий, дополняемая различным характером хозяйственного воздействия человека на лес, вызывает чрезвычайную пестроту лесорастительных условий и лесов равнинного Предуралья Башкирии.

Наиболее распространенными лесными ассоциациями лесостепи равнинного Предуралья являются:

1. Quercetum aegopodiosum — дубняк снытевый.
2. Tilieto-quercetum aegopodiosum — липо-дубняк снытевый.
3. Querceto-tilietum aegopodiosum — дубо-липняк снытевый.
4. Tilietum aegopodiosum — липняк снытевый.
5. Tilietum struthiopteridosum — липняк папоротниковый.
6. Tilieto-quercetum, Querceto-tilietum, Tilietum aegopodioso-caricosum pilosae — липо-дубняк, дубо-липняк, липняк снытево-волосистоосоковый.
7. Tilieto-quercetum, Querceto-tilietum, Tilietum aegopodioso-urtiosum — липо-дубняк, дубо-липняк, липняк снытево-крапивный.
8. Quercetum fruticosum — дубняк кустарниковый.
9. Quercetum euonymosum — дубняк бересклетовый.
10. Quercetum substepposum — дубняк остепненный.

В северной части лесостепи на Белебеевской возвышенности на коричнево-темносерых и коричнево-серых почвах встречаются:

11. Aceretum aegopodiosum — кленовник снытевый и
12. Aceretum urticoso-aegopodiosum — кленовник крапивно-снытевый и др.

Первые четыре ассоциации в равнинном Предуралье представлены географически замещающими вариациями соответственно трем геоморфологическим элементам — Белебеевской возвышенности, северным отрогам Общего Сырта и Прибелья.

В пределах равнинного Предуралья есть также ассоциации костяничные, разнотравные, злаковые и другие, обязанные своим существованием исключительно антропогенному фактору.

Рассмотрим естественное возобновление дуба и других сопутствующих широколиственных пород в наиболее распространенных ассоциациях широколиственных лесов данной территории.

Естественное возобновление в дубняках снытевых.

Господствующей породой в древостое является дуб черешчатый, единично встречаются липа, клен, иногда ьяз, ильм. Сравнительно часты дубняки снытевые, в которых отсутствуют и следы широколиственных спутников дуба. Б. И. Федорако (1936) относит подобные дубравы к категории первичных, являющихся следствием былого наступления леса на степь. В. П. Крайнев (1951) же рассматривает их как продукт деградации липо-дубняков снытевых под влиянием антропогенного фактора.

Бонитет дуба II-III. Степень сомкнутости крон 0,7. Подлесок — от редкого до средней густоты и представлен в основном вишней степной. Единично встречаются крушина ломкая, бересклет бородавчатый.

В снытевых ассоциациях дубняков можно выделить две субассоциации: а) субассоциация типичная и б) субассоциация с господством папоротника-орляка.

При отсутствии выпаса скота и степени сомкнутости крон 0,7 состояние семенного естественного возобновления под пологом материнских пород в снытевых ассоциациях в основном удовлетворительное (табл. 1).

Ряд авторов (Крайнев, 1951; Юркевич, 1960, и другие) также отмечают, что полнота древостоя 0,6—0,7 является оптимальной.

В субассоциации с папоротником-орляком количество подроста дуба резко снижается (4900 шт.). Отрицательное влияние орляка на возобновление дуба отмечает и В. П. Крайнев (1951). Однако угнетающее влияние орляка на возобновление дуба в снытевых ассоциациях сказывается лишь при условии, если показатель покрытия орляка превышает 60%, при покрытии ниже 50% отрицательное влияние его на подрост дуба и клена не отмечается.

Сравнительно хорошее состояние естественного возобновления в снытевых ассоциациях дубрав обусловливается, по-видимому, более благоприятным для подроста дуба световым режимом под их пологом.

В дубняках снытевых при наличии в составе древосто-

Таблица 1

Естественное семенное возобновление под пологом снытевых дубрав

Состав древостоя; степень сомкнутости крон	Количество подроста в тыс. на 1 *га* по породам и коэфф. встречаемости				
	Дуб	Липа	Клен	Ильмовые	Всего
Субассоциация типичная					
10Д+едБОС; 8Д1Б10с	9,4 / 58	—	—	—	0,4
10Д+едБОС; 0,7—0,8					
8Д1Б10с; 0,7	16,8 / 50	—	—	—	16,8
9Д1Л+едКИ; 0,7	15,6 / 63	0,4 / 3	19,9 / 78	0,1 / 1	36,00
10Д+едЛ, И, ОсК; 0,7—0,6	23,4 / 76	0,4 / 4	0,8 / 8	—	24,7
Субассоциация с папоротником-орляком					
10Д; 5—0,7	4,9 / 26	-	—	—	4,9

Примечание. Учет количества подроста производили картированием его на 2×50 $м^2$ при геоботаническом описании лесных сообществ по методике В. Н. Сукачева (1957) на пробных площадях в 1600 $м^2$. Числитель — количество подроста на 1 *га*, знаменатель — коэффициент встречаемости.

ев клена остролистного подрост его в ярусе правостоя имеет хорошую оценку, подрост же липы и ильмовых крайне неудовлетворителен.

В дубняках снытевых при пастьбе скота, хотя и слабой, наблюдается некоторое выпадение сныти, наряду с ней доминирующую роль начинают играть костяника, вейник тростниковидный и другие. Количество самосева дуба и других пород при этом резко снижается.

При интенсивной пастьбе скота подрост под пологом отсутствует.

Удовлетворительно состояние подроста на юго-востоке Прибелья и в липо-дубняках снытево-крапивных при сомкнутости крон 0,6—0,7. В качестве примера можно привести описание пробной площади № 6 (46—1962), проведенное в Белгорском лесничестве Аургазинского лесхоза.

Состав древостоя 4Д2Л3В1К + едИЧ. Бонитет II-III.

Таблица 2

Естественное семенное возобновление под пологом снытевых дубов

Состав древостоя; степень сомкнутости крон	Количество подроста в тыс. на 1 *га* по породам и коэффициент встречаемости				
	Дуб	Липа	Клен	Илъмовые	Всего
8Д1Л1К; 0,7	$\frac{2,2}{18}$	—	$\frac{4,4}{30}$	—	6,6
10Д + едЛ; 0,7	$\frac{3,8}{17}$	$\frac{0,1}{1}$	—	—	3,9

Числитель — количество подроста на 1 *га*; знаменатель — коэффициент встречаемости.

Почва коричнево-темно-серая суглинистая. В подлеске единично встречаются жимолость лесная и вишня степная. Травостой образует покрытие неравномерное — 20—40%. Высота его в среднем составляет 40 *см*. Доминируют сныть и крапива двудомная. В данной ассоциации количество самосева дуба на 1 *га* составляет 14,8 тыс., клена 24,4 тыс., липы — 1,4 тыс.

Дубо-липняки, липняки снытевые и снытево-волосистоосоковые, кленовники снытевые и снытево-крапивные.

В липняках и кленовниках дуб встречается единично. Даже при степени сомкнутости крон древостоя 0,7 благодаря подлеску из лещины, из бересклета бородавчатого, жимолости лесной, крушины ломкой и наличию порослевого подроста широколиственных пород, достигающих высоты до 5 *м*, ухудшается световой режим. Кроме того, в данных ассоциациях недостаточно количество плодоносящих деревьев дуба, что еще усугубляется их неравномерным размещением по площади.

Неудовлетворительное состояние естественного возобновления клена остролистного наблюдается в липняках волосистоосоковых, что, по-видимому, связано в некоторой степени с хорошим развитием травостоя в них. Имеется указание лесоустроителей на весеннее переувлажнение волосистоосоковых ассоциаций, что, видимо, также отрицательно сказывается на подросте клена и других пород.

Дубняки бересклетовые встречаются в условиях воз-

вышенно-равнинных на карбонатно-перегнойных почвах. Бонитет древостоя III—IV. В составе древостоя единично встречается липа и до 20% клена. Подлесок густой и сложен в основном бересклетом бородавчатым, в зарослях его с обилием Sp—Sol встречаются вишня степная, караганник кустарниковый, ракитник русский, крушина ломкая, иногда единично попадается и лещина.

Таблица 3

Естественное семенное возобновление в снытевых, снытево-волосистоосоковых ассоциациях липняков, дубо-липняков, кленовников, в снытево-крапивных ассоциациях кленовников

Состав древостоя; степень сомкнутости крон	Дуб	Липа	Клен	Ильмовые	Всего
Дубо-липняк, липо-дубняк снытевый					
5Д4Л1К+едИБ; 0,7	4,6 / 31	0,9 / 9	92,7 / 82	—	98,2
1Д8Л10с+едКИ;0,7	—	0,8 / 6	12,6 / 39	—	13,4
6Л2К10с1В;0,7—0,8	—	0,3 / 2	40,0 / 72	0,8 / 4	4,10
8Л1К1И+едВ; 0,7	—	—	12,8 / 35	0,1 / 8	12,9
10Л+едКВИ	—	—	17,8 / 38	—	17,8
Липняки снытево-волосистоосоковые					
5Л3Ос1К1И+едВД; 0,7	0,2 / 1	0,2 / 1	1,6 / 50	0,6 / 3	2,6
6Л2К10с1И+едВ; 0,7	—	0,3 / 3	1,7 / 11	0,7 / 4	2,7
Кленовник снытевый					
10К+едЛВИ; 0,7	—	—	80,5 / 100	—	80,5
Кленовник снытево-крапивный					
5К3В2Л; 0,7	—	—	117,3 / 100	0,2 / 1	117,5

Числитель — количество подроста на 1 *га*; знаменатель — коэффициент встречаемости.

Ярус травостоя сильно изрежен. Покрытие его лишь местами достигает 10%, доминанту в травостое выделить

почти невозможно. Привлекает внимание густой подрост клена в ярусе травостоя (от 34 до 96,2 тыс. на 1 *га*), возобновление дуба неудовлетворительное (2,8 тыс. на 1 *га*), самосев липы и ильмовых отсутствует.

В дубняках кустарниковых (IV—V класса бонитета), которые наиболее распространены на крутых склонах с карбонатно-перегнойными почвами, и в дубняках остепненных (IV—V—Va класса бонитета) на равнинном плато, обычно с карбонатно-перегнойными почвами, а в верхних частях пологих склонов холмистых увалов с серыми лесными почвами при степени сомкнутости крон 0,6—0,7 состояние естественного семенного возобновления дуба неудовлетворительное (0,5—0,6 тыс. на 1 *га* в дубняках остепненных и 0,4—0,7 тыс. на 1 *га* в дубняках кустарниковых).

В Прибелье (Юматовское лесничество Уфимского горлесхоза) на пологих северных склонах холмистых увалов на темно-серых лесных почвах при отсутствии вскипания до 120 *см* встречаются липняки папоротниковые (Tilietum struthiopteridosum) II класса бонитета. Подлесок из лещины, средней густоты или редкий. Единично попадаются в нем бересклет бородавчатый и жимолость лесная. В ярусе травостоя доминируют страусник, мужской папоротник, сныть, крапива двудомная. Общее покрытие составляет 70%, из них 56% приходится на страусник и мужской папоротник, на сныть 11% и на крапиву двудомную 8%. Высота 40—50 *см*.

Семенной подрост широколиственных пород в данной ассоциации неудовлетворителен (липа — 0,1, вяз — 0,2; ильмовые — 0,1 тыс. на 1 *га*), что, по-видимому, объясняется неблагоприятным световым режимом из-за пышного развития травостоя.

Подрост широколиственных пород в основном представлен в ярусе травостоя высотой до 20—25 *см*.

Здоровый самосев дуба 1—2-летнего возраста; со 2—3 года большая часть его переходит в торчковое состояние и прозябает до 6—7-летнего возраста[1]. При от-

---

[1] Возрастную структуру подроста определяли подсчетом годичных колец у корневой шейки при помощи микроскопа для каждой ассоциации. Исходный цифровой материал по возрастной структуре, к сожалению, мы не в состоянии привести в данном кратком сообщении.

сутствии выпаса скота среди дубняков 6—7-летнего возраста единично встречается и здоровый самосев.

Основная масса подроста клена имеет высоту от 5 до 30 *см* и находится во втором и третьем ярусе травостоя. Определение возрастной структуры его показало следующее: в ассоциации Tilietum aegopodiosum основная масса подроста клена остролистного представлена деревцами 1—2-летнего возраста. С трех лет наблюдается массовое выпадение подроста клена и только единично может быть встречен подрост клена 7-летнего возраста. В дубняках снытевых примерно в равных соотношениях представлен подрост клена 1—4-летнего возраста. В данной ассоциации при степени сомкнутости крон 0,7—0,8 предельный возраст подроста клена равен семи годам, тогда как в дубняках снытевых при степени сомкнутости крон 0,6—0,7 возраст основного состава подроста клена равен 1—5 годам, причем встречаются единичные экземпляры 9-летнего возраста.

Проявляется некоторая закономерность: с улучшением светового режима под материнским пологом продолжительность жизни основной массы подроста клена возрастает с 2 лет в липняках снытевых (степень сомкнутости крон 0,7—0,8) и 4 лет в дубняке снытевом (0,7—0,8) до 5 лет в той же ассоциации (0,6—0,7). И. Д. Юркевич (1960) объясняет выпадение клена остролистного из-под материнского полога бо́льшим светолюбием его подроста в молодом возрасте.

Удовлетворительным является состояние естественного семенного возобновления дуба под материнским пологом в липо-дубняках и дубняках снытевых и в липо-дубняках снытево-крапивных и подроста клена во многих ассоциациях широколиственных лесов. Нетрудно видеть, что в основном режим влажности и фактор освещенности в данных ассоциациях являются решающими в определении состояния естественного семенного возобновления при отсутствии пастьбы скота в них. Состояние естественного возобновления липы и ильмовых под пологом широколиственных лесов крайне неудовлетворительное.

Состояние естественного семенного возобновления древесных пород определяется также условиями внутренней среды фитоценоза, что находится в зависимости от типа обмена веществ в системе фитоценоз — среда и со-

ответственно характера плодоношения древесных пород в них.

Наши данные по состоянию естественного семенного возобновления древесных пород под материнским пологом еще далеко не претендуют на полное раскрытие данного вопроса, который заслуживает дальнейшего стационарного изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Гузовский Б. И. Хозяйство в нагорных дубравах Ильинского лесничества Казанской губернии, 1909.

Корнаковский Г. А. О возобновлении дубовых насаждений в Теллермановской роще. «Лесопромышленный вестник», 1904, вып. 43, 44, 46.

Крайнев В. П. Дубравы Заволжья. В кн. «Дубравы СССР», т. 3. Всесоюзный науч.-исслед. ин-т лесного хозяйства, М., 1951.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., АН СССР, 1957.

Федоракo Б. И. Вопросы проектирования полосных лесонасаждений. Уфа, 1936.

Хитрово А. А. Казанские нагорные дубравы. «Лесной журнал», 1907, № 5.

Юркевич И. Д. Дубравы БССР. Минск, 1960.

А. С. САХАРОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СИРЕНИ

(Башкирский государственный университет)

Несмотря на исключительно высокие декоративные качества и возможности широкого применения, сирень, и особенно сортовая, еще недостаточно используется в озеленении. Одна из причин слабого внедрения этого замечательного красиво цветущего кустарника в зеленое строительство — отсутствие необходимого количества семян для семенного размножения и маточных кустов для вегетативного размножения. Исключительно велика роль семенного размножения сирени при интродукции различных видов, при селекционной работе, проводимой методом половой гибридизации, а также при выращивании подвоя для размножения сортовой сирени прививками.

В связи с проводимыми в Ботаническом саду Института биологии Башкирского государственного университета работами по интродукции, селекции и выращиванию сортовой сирени для внедрения в зеленое строительство были поставлены задачи: изучить семенную продуктивность, биологические особенности семенного размножения и разработать способы ускоренного выращивания сирени обыкновенной из семян.

Исследования проводились в 1960—1963 гг. на территории Ботанического сада. Родина сирени обыкновенной (Syringa vulgaris L.) — Балканы, юг средней Европы (Венгрия), где преобладает континентальный климат. Поэтому она является вполне стойкой в условиях сурового климата и ее культура возможна почти повсеместно на территории европейской части СССР. В Башкирской АССР она распространена очень широко и везде зимостойка. Даже в суровые зимы, например в зиму 1958—1959 гг., когда минимальные температуры доходили в декабре до −46°, не было отмечено зимних повреждений.

Изучение динамики прироста годичных побегов сирени в длину показало, что они растут интенсивно в первой половине лета; рост начинается в конце апреля — начале мая и заканчивается рано, к 10—20 июня, продолжительность от 34 (в 1961 г.) до 47 дней (в 1960 г.), в среднем 41 день. Прирост годичных побегов в длину составляет 22—41 *см*, в среднем 32 *см*.

Как отмечено работами физиологов (Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961 и другие), растения, отличающиеся интенсивным ростом в первой половине лета и своевременной подготовкой к зиме (прекращение роста побегов в длину, закладка и развитие зимующих почек), отличаются более высокой зимостойкостью.

В условиях Башкирской АССР сирень обыкновенная растет крупным кустарником до 3—4 метров высоты. Цветет ежегодно обильно. Соцветия — чаще всего парные метелки, но бывают также с одной, тремя и четырьмя метелками. Так, например, в 1963 году на кусту было 232 соцветия с 471 метелкой, в том числе: 136 соцветий с двумя метелками, 92 — с одной, 63 — с тремя и 11 — с четырьмя. Длина метелки 14—18 *см*, ширина 8—10 *см*. Одна метелка содержит от 230 до 270 цветков. Цветки 1,2—1,4 *см* в диаметре, лиловые, очень душистые. Зацветает раньше других видов и сортов. Раннее цветение на-

блюдалось в 1962 году 8 мая, позднее — в 1960 году — 1 июня, среднее из 8-летних наблюдений — 21 мая. Цветение продолжается от 10 до 16 дней.

Семенная продуктивность и качество семян

Семенная продуктивность сирени обыкновенной изучалась на 20-летних кустах, выращенных из саженцев, полученных в 1941 году из Сырецкого хозяйства (Киев).

Результаты изучения показали (табл. 1), что в наших

Таблица 1

Средние данные о семенной продуктивности одного 20-летнего куста сирени обыкновенной

Год наблюдений	Число метелок на кусту	Собрано семян		Вес 1000 семян в *г*	Всхожесть семян в %	
		в шт.	в *г*		лаборат.	грунтов.
1960	310	26410	153	5,8	73	60
1961	188	12273	138	11,2	96	68
1962	294	14491	139	9,6	89	52
1963	471	28696	235	8,3	на 1/XI 1963 г. не проверены	

условиях сирень цветет ежегодно и хорошо плодоносит. В отдельные годы на кусту насчитывается от 188 до 471 метелки, с которых можно получить от 138 до 235 *г* семян. Семена имеют высокий процент всхожести, как лабораторной (73—96%), так и грунтовой (52—68%). Ежегодной проверкой семян сирени, собранных в 1960 году (по образцам, отправляемым на контрольную станцию лесных семян, г. Уфа), установлено, что в течение трех лет их первоначальная всхожесть не изменяется. Так, 10/VI 1961 г. она была равна 73%, 11/VI 1962 г. — 71% и 27/VI 1963 г. — 75% (образцы семян оставлены для проверки на всхожесть в 1964—1967 гг.).

Кроме семенной продуктивности, изучалось влияние срока сбора на количество и качество семян для установления оптимального срока их сбора. Тем более, что этот вопрос в известной нам литературе (Колесников, 1952; Вехов, 1953; Корушев, 1954; Заливский, 1956; Сааков, 1960; Рубцов, 1961; Громов, 1963) освещен недостаточно.

Результаты трехлетних исследований по этому вопросу приводятся в табл. 2 и позволяют констатировать следующее:

Таблица 2

Средние данные о количестве и качестве семян сирени в зависимости от срока сбора в течение трех лет (1960—1962 гг.)

Срок сбора	Количество семян в 100 коробочках в шт.	Качество семян		Примечание
		всхожесть за 30 дней в %	энергия прорастания за 10 дней в %	
1/X	180	91	85	Качество семян определялось на межобластной контрольной станции лесных семян в Уфе
15/X	184	91	56	
1/XI	142	84	71	
1/XII	127	86	63	
1/I	109	81	55	
1/II	104	78	58	
1/III	84	77	58	
1/IV	55	74	43	
1/V	0	—	—	

Самое большое число семян в коробочках (180—184 в 100 коробочках) бывает 1—15 октября в момент созревания и начала растрескивания их. Затем коробочки постепенно растрескиваются, и семена из них в сухую ветреную погоду в конце октября — начале ноября и в марте высыпаются частично, а к 1 мая — полностью. При этом качество семян мало зависит от срока сбора. Так, в 1960—1961 гг. всхожесть семян изменялась в пределах от 64 до 73%, в 1961—1962 гг. 74—82% и в 1962—1963 гг. 83—96%. В среднем за три года она изменялась от 91% (при сборе 1—15/X) до 74% (при сборе 1/IV), что во всех случаях позволяет отнести семена к 1 и 2 классу качества. Следовательно, момент созревания (когда коробочки приобретают желтовато-коричневый цвет) и начало растрескивания коробочек (в Башкирской АССР это конец сентября — начало октября) надо считать оптимальным сроком сбора семян. Кроме того, семена, собранные в период с ноября до 1 апреля, имеют высокую всхожесть и вполне пригодны для посева.

Семенное размножение

Как известно, при семенном размножении «сеянцы всех сиреней в первые два года растут очень медленно и лишь с третьего года начинается удовлетворительный их рост» (Вехов, 1953).

В процессе многолетних наблюдений нами была вы-

явлена биологическая особенность однолетних сеянцев сирени, отличающая их от всех произрастающих в наших условиях листопадных деревьев и кустарников. Эта особенность заключается в том, что у однолетних растений сирени, выращенных из семян, в отличие от растений старших возрастов, очень растянут период роста. Они растут в течение всего лета и не заканчивают рост, то есть не сбрасывают последние 3—5 пар листьев и не закладывают верхушечной почки роста, а лишь прекращают его с наступлением холодов. Весною следующего года вегетация этих сеянцев начинается с роста недоразвитых в прошлом году верхушечных листьев.

Учитывая, что сирень хорошо переносит пикировку всходов в течение всего лета, мы решили использовать выявленную биологическую особенность и продлить период вегетации однолетних сеянцев в расчете добиться усиленного их роста. С этой целью был проведен предварительный посев семян сирени в ящики с последующей пикировкой 2—2,5-месячных всходов прямо в школьное отделение, минуя посевное.

Из работ Л. И. Колесникова (1952), Н. К. Вехова (1953), Л. И. Рубцова (1961) и А. Н. Громова (1963) известно, что посев семян сирени в ящики применяется до настоящего времени только лишь при селекционных работах с целью повышения грунтовой всхожести семян.

Нами же предварительный посев семян сирени в ящики разрабатывается как способ ускоренного выращивания, позволяющий добиться удовлетворительного роста сеянцев уже в первый и особенно во второй год. Срок выращивания сеянцев сокращается на 1—2 года.

Многочисленными опытами, проведенными в 1960—1963 гг., были установлены оптимальные сроки посева семян в ящики и время пикировки всходов на место.

Результаты опытов приводятся в табл. 3. Из этих данных видно, что при посеве семян сирени в грунт в конце апреля — начале мая всходы появляются в начале июня, вследствие чего имеют сравнительно короткий период роста — 78 дней и достигают высоты 6 *см*. На второй год они растут 56 дней и вырастают до 20 *см*. При пересадке в школу однолетние сеянцы растут более интенсивно и в 2-летнем возрасте имеют высоту 36 *см* и толщину стволика менее 0,5 *см*, вследствие чего не могут быть использованы как подвой (рис. 1).

Таблица 3

Рост и развитие 1—2-летних сеянцев сирени в зависимости от способа посева семян

Способ посева семян	Дата появл. всходов	Дата пикировки	Рост в первый год			Рост во 2-й г.		
			период роста в дн.	высота в *см*	длина корня в *см*	период роста в днях	высота в *см*	дл. корня в *см*
1. Посев в грунт без пикировки сеянцев . .	5/VI	—	78	6	16	56	20	22
2. Посев в грунт с пикировкой однолетних сеянцев	5/VI	через год 14/IV	78	6	16	97	36	28
3. Посев в ящики 1/III с пикировкой всходов в школу	15/III	26/V	177	18	24	102	75	42
4. То же 15/III . . .	30/III	26/V	162	15	22	102	74	40

При посеве же семян в ящики 1—15 марта в тепличных условиях и пикировке 55—70-дневных всходов в школу в конце мая период роста однолетних сеянцев удлиняется на 85—100 дней, а двухлетних на 46 дней, то есть в 2—2,3 раза по сравнению с посевом семян в грунт. При этом однолетние сеянцы достигают высоты 15—18 *см*, а двухлетние — в среднем 75 *см* при толщине 0,6—0,8 *см* (см. рис. 1) и вполне пригодны для подвоя.

Отдельные экземпляры в благоприятные для роста годы, каким, например, был 1962 год, в двухлетнем возрасте достигают высоты 120—130 *см*.

Несмотря на растянутый период роста (до 1—10 сентября), однолетние и двухлетние сеянцы в 1961—1963 гг. оказались вполне зимостойкими.

Техника проведения работ проста.

В ящики размером 40×50×15 *см* насыпается просеянная смесь почвы в соотношении: 3 части дерновой, 2 части перегнойной и 1 часть песка. На выровненную и смоченную поверхность ее высевают вразброс или рядками через 2 *см* 2000—2500 (16—20 *г*) семян и засыпают слоем речного песка толщиною в 0,8 *см*.

Ящики ставятся в теплое и освещенное помещение, лучше всего в теплицу или оранжерею. Верхний слой почвы до появления всходов должен быть влажным. При этих условиях всходы (1000 штук в одном ящике) появ-

ляются через 15—20 дней. В конце мая (по миновании заморозков) 2—2,5-месячные всходы, имеющие высоту 4—6 *см* и длину корня более 10 *см*, высаживаются прямо в школьное отделение питомника, минуя посевное. Размещение растений в школе зависит от ширины захвата культиватора, используемого при уходе, и от назначения

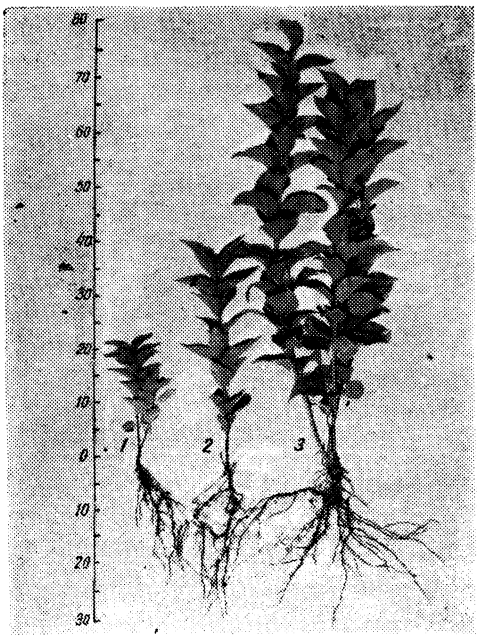


Рис. 1. Двухлетние сеянцы сирени обыкновенной при различных способах выращивания.

1 — посев семян в грунт; *2* — посев семян в грунт и пикировка в однолетнем возрасте; *3* — посев семян в ящики и пикировка 55—70-дневных всходов на место.

посадочного материала. При выращивании сеянцев сирени для подвоя нами применяется двухрядная посадка с расстоянием между рядами 0,5 *м*, между строчками 1 *м* и в ряду 0,4—0,5 *м*.

Уход за растениями заключается в 4—5-кратной прополке и рыхлении. Кроме того, в первый год дается трехкратная подкормка растений раствором коровяка.

По нашему мнению, этот способ ускоренного выращивания сирени из семян должен найти широкое применение при массовом выращивании посадочного материала для озеленения. При этом на выращивание стандартных сеянцев достаточно два года вместо четырех лет, затрачиваемых при посеве семян в грунт.

Выводы

1. Биологической особенностью сирени обыкновенной, отличающей ее от всех произрастающих в Башкирской АССР листопадных деревьев и кустарников, является способность ее однолетних сеянцев расти в течение всего лета и не заканчивать рост, а лишь прекращать его с наступлением холодов.

2. Выявленная биологическая особенность сирени позволяет при посеве семян в ящики 1—15 марта и пикировке 2—2,5-месячных всходов на место продлить вдвое период роста сеянцев в первый и второй год жизни и в 3 раза усилить их прирост по сравнению с посевом семян в грунт.

3. Лучшим сроком сбора семян сирени является момент созревания и начало растрескивания коробочек (конец сентября — начало октября). Однако семена, собранные в период с ноября до 1 апреля, имеют высокую всхожесть (от 74 до 91%) и вполне пригодны для посева.

ЛИТЕРАТУРА

Вехов Н. К. Сирень. М. К. Х. РСФСР, 1953.

Громов А. Н. Сирень. Изд. «Московский рабочий», 1963.

Заливский И. Л. Декоративные кустарники. Сельхозгиз, 1956.

Колесников Л. А. Сирень. Изд. «Московский рабочий», 1952.

Корушев И. И. Питомники декоративных деревьев и кустарников. В сб. «Озеленение городов», М. К. Х. РСФСР, 1954.

Мичурин И. В. Принципы и методы работы. Соч., т. I, Сельхозгиз, 1948.

Рубцов Л. И., Жоголева В. Г., Ляпунова Н. А. Сад сирени. Изд. АН СССР, Киев, 1961.

Сааков С. Г. Сирень. В книге «Деревья и кустарники СССР», т. V. Изд. АН СССР, М.—Л., 1960.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Изд. БФАН АН СССР, Уфа, 1961.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Р. Е. Левина. Биология семенного размножения как научная проблема 4

Апомиксис. Биология цветения и плодоношения

С. С. Хохлов. Задачи и методы исследования биологии бесполосеменного размножения 17
К. К. Никитина. О семенном размножении спорыша . . . 31
А. И. Мартьянова. К биологии формирования и созревания семян кормовых бобов 38
В. В. Старикова. Семенная продуктивность эспарцета песчаного 55
В. И. Хейн. О продукции семян некоторых луговых растений в Эстонской ССР 68
И. В. Дренов. Биология плодоношения дуба черешчатого в условиях Саратовской области 81

Физиология семян. Разноплодие

М. Г. Николаева, В. Г. Юдин, Т. В. Далецкая. Роль ростовых веществ в прорастании покоящихся семян . . . 92
Е. А. Шустова. О покое семян вишни и сливы 104
С. И. Егорова. Физиолого-биохимическая характеристика процесса созревания семян вишни 112
К. К. Симакин. Использование P^{32} для оценки способов предпосевной обработки семян яблони 122
М. Н. Коблова. Факторы, определяющие продолжительность покоя семян сорных растений 129
А. Л. Паршакова. Разнокачественность зерновок в колосе пшеницы 138

Семенное размножение и возобновление в фитоценозах

Т. А. Работнов. Значение семенного размножения растений в определении урожая, состава и структуры луговых ценозов. 158
Н. П. Крылова. Семенное размножение клеверов красного и розового на природных заливных лугах в пойме р. Оки . . 172
З. М. Назирова. Некоторые данные о естественном семенном возобновлении древесных пород под пологом широколиственных лесов равнинного Предуралья 183
А. С. Сахарова. Биологические особенности семенного размножения сирени 191

Вопросы биологии семенного размножения. Саратов, Приволжск. кн. изд., 1965. 200 с. (Ульяновский гос. пед. ин-т им. И. Н. Ульянова. Ученые записки. Т. XX, вып. 6).

631 М+58

Редактор *Л. В. Фофанова*
Художественный редактор *П. И. Карчевский*
Технический редактор *А. Т. Тимохина*
Корректоры *Л. А. Алехнович, Л. А. Семенова*

НГ57179. Сдано в набор 22.IV 1965 г.
Подп. к печ. 18.VIII 1965 г. Бумага 84×108 1/32.
Вум. л. 3,121. Печ. л. 10,25. Уч.-изд. л. 10,85. Тираж 1000.
Цена 76 коп.
Приволжское книжное издательство. Саратов, Вольская, 81.
Саратов. Типография № 1 Облуправления по печати.
Заказ 1925.

76 к.